

SÉRIE A, N° 830

N° D'ORDRE : 1627

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

E. CHEMIN

AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES, PROFESSEUR AU LYCÉE DE CAEN

1^{re} THÈSE. — OBSERVATIONS ANATOMIQUES ET BIOLOGIQUES
SUR LE GENRE « LATHRÆA ».

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 24 Mars 1920 devant la Commission d'examen.

MM. G. BONNIER..... *Président.*

HÉROUARD..... } *Examineurs.*
GENTIL..... }

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1920

SÉRIE A, N° 830
N° D'ORDRE : 1627

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

E. CHEMIN

AGRÉGÉ DES SCIENCES NATURELLES, PROFESSEUR AU LYCÉE DE CAEN

1^{re} THÈSE. — OBSERVATIONS ANATOMIQUES ET BIOLOGIQUES
SUR LE GENRE « LATHRÆA ».

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le *24* Mars 1920 devant la Commission d'examen.



MM. G. BONNIER..... *Président.*
HÉROUARD..... } *Examineurs.*
GENTIL.....)

PARIS

MASSON ET C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
420, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1920

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen HOUSSAY, *Professeur*. Zoologie.

Doyen honoraire . . . P. APPELL, *Professeur*. Mécanique analytique et Mécanique céleste.

Professeurs { P. PUISEUX.
honoraires. { VÉLAIN.
BOUSSINESQ.

LIPPMANN Physique.
BOUTY Physique.
E. PICARD Analyse supérieure et algèbre supérieure.
Y. DELAGE Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
GASTON BONNIER . . . Botanique.
KOENIGS Mécanique physique et expérimentale.
GOURSAT Calcul différentiel et calcul intégral.
HALLER Chimie organique.
JOANNIS Chimie (Enseignement P. C. N.).
JANET Physique. —
WALLERANT Minéralogie.
ANDOYER Astronomie.
PAINLEVÉ Mécanique rationnelle.
HAUG Géologie.
H. LE CHATELIER . . . Chimie.
Gabriel BERTRAND . . . Chimie biologique.
M^{me} P. CURIE Physique générale.
Professeurs CAULLERY Zoologie (Évolution des êtres organisés).
C. CHABRIÉ Chimie appliquée.
G. URBAIN Chimie.
Émile BOREL Théorie des fonctions.
MARCHIS Aviation.
Jean PERRIN Chimie physique.
G. PRUVOT Zoologie, anatomie, physiologie comparée.
MATRUCHOT Botanique.
ABRAHAM Physique.
CARTAN Calcul différentiel et calcul intégral.
Cl. GUICHARD Géométrie supérieure.
MOLLIARD Physiologie végétale.
LEBESGUE Application de l'analyse à la géométrie.
LAPICQUE Physiologie.
GENTIL Géographie physique.
VESSIOT Mathématiques générales.
N. Histologie.
N. Physique, mathém. et calcul des probabilités.

LEDUC Physique.
HÉROUARD Zoologie.
Léon BERTRAND Géologie.
Professeurs adjoints. { Remy PERRIER Zoologie (Enseignement P. C. N.).
COTTON Physique.
LESPIEAU Chimie.
SAGNAC Physique (Enseignement P. C. N.).
PÉREZ Zoologie (Évolution des êtres organisés)

Secrétaire D. TOMBECK.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

GÉOGRAPHIE PHYSIQUE. — Caractères morphologiques de la
Basse-Normandie.

ZOOLOGIE. — Mollusques : Organisation, Développement et
Classification.

Vu et approuvé :

Paris, le 19 octobre 1919.

Le Doyen de la Faculté des sciences,

F. HOUSSAY.

Vu et permis d'imprimer :

Le Vice-Recteur de l'Académie de Paris,

L. POINCARÉ.

OBSERVATIONS ANATOMIQUES ET BIOLOGIQUES SUR LE GENRE “ LATHRÆA ”

Par E. CHEMIN

INTRODUCTION

Le genre *Lathræa*, décrit pour la première fois par Tournefort (75), description et classification reprises et modifiées par Linné (52, 53), ne fut l'objet de recherches détaillées qu'à partir de 1829.

Les premières études eurent surtout pour but de mettre en évidence la nature parasitaire des plantes appartenant à ce genre. Bowman (4), dès 1829, consacre un important travail au *Lathræa squamaria*; il décrit ses « parasitical connections » et la structure particulière de ses feuilles souterraines. En 1843, Duchartre consacre un long mémoire à la Clandestine d'Europe (*Lathræa clandestina* L.).

De 1850 à 1870, de nombreux auteurs, tels que A. Chatin, Irmisch, Pitra, Döll, Bouché, sans faire du genre *Lathræa* l'objet de mémoires spéciaux, firent rentrer leurs observations dans des travaux d'ordre plus général. En 1865, H. de Solms-Laubach (72) prend comme sujet de dissertation inaugurale le genre *Lathræa*, dont il établit la position systématique.

De 1875 à 1900, les recherches anatomiques sont en honneur; elles attirent la plupart des botanistes. Krause (44), dans sa dissertation inaugurale, traite de l'anatomie des organes de végétation du *Lathræa squamaria*. Caird, Gilburt, Massee en Angleterre, Stenzel, Kerner et Wettstein, Scherffel, Jost en Allemagne, décrivent les curieuses glandes des écailles de *Lathræa squamaria*, et sur leurs fonctions émettent

de nombreuses hypothèses. En 1897, Göbel (25), à propos du rôle des glandes, fait la part de l'imagination, montre qu'on sait peu de chose, et que la transpiration est le seul fait bien établi. En 1888, M. Hovelacque (39), dans une thèse volumineuse, publie ses recherches sur les Rhinanthacées et les familles voisines, et il décrit l'appareil végétatif des *Lathræa* et particulièrement le développement des écailles. C'est également l'époque des recherches de E. Heinricher sur les plantes parasites ; c'est par le genre *Lathræa* qu'il débute ; dans deux premières communications, il rend compte de ses observations biologiques ; il étudie ensuite la germination ; dans un long mémoire, il traite de la structure anatomique et du développement des organes de succion ; il complète enfin l'étude du genre par quelques notes publiées dans diverses revues. En 1899, en même temps qu'il adressait une demande aux botanistes japonais pour se procurer les espèces originaires de ce pays, il annonçait son intention de rassembler en une monographie les résultats de ses études antérieures et de quelques études nouvelles. En 1909, s'étant ému du peu d'intérêt attaché en France à ses travaux, il faisait connaître au public français, dans un article publié en français, quelques-unes de ses conclusions sur le parasitisme, sans signaler l'existence de la monographie, annoncée dix années auparavant ; elle ne semble pas avoir vu le jour ; je n'en ai trouvé aucune trace dans la littérature.

Jusque-là, la physiologie des plantes parasites avait été à peu près délaissée ou examinée occasionnellement. Sous l'impulsion de G. Bonnier, qui, dès 1893, publiait ses recherches physiologiques sur les plantes vertes parasites, elle suscita des travaux. Mirande (61), en 1901, consacrait une partie de sa thèse à l'étude physiologique des Cuscutacées. A. Fraysse (21) est le seul qui ait entrepris l'étude physiologique des *Lathræa* ; il semble avoir vu surtout le *Lathræa squamaria* et se préoccupe principalement de montrer que les conclusions établies chez d'autres parasites s'appliquent également aux *Lathræa*.

Outre ces travaux, beaucoup de notes intéressantes ont

été publiées par divers auteurs dans diverses revues ; elles relatent des observations curieuses sur des points variés. J'aurai l'occasion de les signaler et de les discuter au cours de ce travail.

Le genre *Lathræa* semble donc bien connu, si l'on en juge par les nombreux et savants mémoires qui lui ont été consacrés, et il peut paraître téméraire d'en reprendre l'étude. Cependant, en compulsant tout ce qui a paru, on s'aperçoit que les auteurs ne sont pas toujours du même avis ; qu'un certain nombre de questions n'ont reçu qu'une solution incomplète, ou sont restés sans réponse de la part de leurs auteurs, qui, pour leur défense, invoquent les difficultés des recherches du matériel. On a déjà reproché à A. Chatin d'avoir examiné des échantillons d'herbier. Certains botanistes, comme Hovelacque, semblent n'avoir étudié que des échantillons reçus par correspondance et n'ont pas vu les plantes dans leur véritable milieu. D'autres chercheurs, s'ils ont déterré eux-mêmes leur matériel, n'ont étudié la fixation que sur un ou deux hôtes. Pour le *Lathræa clandestina* en particulier, la fixation n'a été examinée par Duchartre que sur le Peuplier d'Italie et par Heinricher que sur le Saule.

Il pouvait être intéressant de rechercher et d'étudier les suçoirs fixés sur d'autres hôtes. Leur structure, qui semblait bien établie après les travaux de Heinricher, n'était-elle pas susceptible de variations ? Peirce (63) avait déjà signalé chez *Cuscuta americana* que le développement du suçoir varie avec la structure de l'hôte. Ne rencontrerait-on pas les mêmes particularités chez les *Lathræa* ? Si longues et si pénibles qu'elles fussent, il convenait de multiplier les fouilles ; il fallait observer les plantes en un grand nombre de stations.

Pendant la guerre, j'ai dû séjourner plusieurs mois à Pontmain, petite localité du nord-ouest de la Mayenne aux confins de l'Ille-et-Vilaine et de la Manche. Là, dans une petite vallée arrosée par un affluent de la Sélune, qui déverse ses eaux dans la baie du Mont-Saint-Michel, la *Clandestine* est assez abondante. Dès le mois de février, elle

montre ses fleurs au pied des grands Peupliers, au milieu des touffes de Saules et d'Aunes, qui bordent le ruisseau. J'ai pu l'observer au jour le jour, de février jusqu'à juillet 1915, et pratiquer de nombreuses fouilles. Depuis, j'ai récolté la *Clandestine* en de nombreuses stations de l'arrondissement de Mayenne, où elle n'est pas rare.

Le *Lathræa squamaria* fait à peu près défaut dans l'Ouest. J'ai dit ailleurs (9) que les stations signalées en Basse-Normandie étaient en voie de disparition. Je l'ai observé et récolté à la Trinité-des-Laitiers (Orne), sur les indications de A.-L. Letacq. Je l'ai étudié d'une façon moins approfondie que sa congénère. Il était d'ailleurs mieux connu, il avait été l'objet de recherches plus nombreuses, comme on a pu s'en rendre compte par le court historique exposé ci-dessus.

J'apporte ici les résultats de mon travail.

Après avoir rappelé brièvement les caractères génériques et spécifiques, je fais une étude rapide de la racine, qui doit nécessairement précéder celle du suçoir. J'insiste surtout sur ce dernier; j'ai suivi son développement, qui jusqu'ici était mal connu, sa pénétration dans des racines-hôtes nombreuses et variées, son mode de nutrition, sa chute et les dégâts qu'il cause. L'étude des écailles et de leurs glandes m'a conduit à formuler une hypothèse nouvelle sur le rôle de celles-ci. Enfin, l'examen d'une très jeune germination apporte quelque précision à nos connaissances sur l'évolution de la graine.

Puisse ce travail être une modeste contribution à l'étude des plantes parasites et du parasitisme en général.

Qu'il me soit permis, en terminant, d'adresser l'hommage de ma reconnaissance respectueuse à la mémoire de M. le professeur O. Lignier, qui fut pour moi, au début de mes recherches, un guide expérimenté; la mort nous l'a ravi dans la plénitude de ses forces. J'adresse également mes remerciements à mon excellent maître M. le professeur Matruchot pour l'aide précieuse qu'il m'a apportée dans mes recherches bibliographiques.

Ce travail a été fait en grande partie à l'Institut botanique de Caen, dirigé par M. le professeur Houard.

CHAPITRE PREMIER

CARACTÈRES GÉNÉRIQUES ET SPÉCIFIQUES PLACE DANS LA CLASSIFICATION

I. CARACTÈRES GÉNÉRIQUES. — Le mot *Lathræa*, étymologiquement, signifie « caché ». L'*appareil végétatif* est en effet entièrement souterrain. Il est formé de tiges blanchâtres, charnues, ramifiées, stolonifères, véritables rhizomes. Les feuilles, également charnues, épaisses, renferment à leur intérieur des chambres, en nombre variable, tapissées de glandes. Elles sont opposées et, dans chaque verticille, elles alternent régulièrement avec celles du verticille précédent. Elles peuvent être très rapprochées et se recouvrir les unes les autres, ou être espacées de plus d'un centimètre et rester appliquées contre la tige ; ces différences s'observent sur la même souche suivant la rapidité de croissance des rameaux. Elles sont généralement qualifiées d'écailles, malgré leur taille et leur complexité anatomique. Les racines prennent naissance sur la tige ; ce sont pour la plupart de véritables racines adventives. Elles ne présentent pas de poils absorbants, mais elles portent de nombreux suçoirs qui se fixent aux racines étrangères.

L'*appareil reproducteur* apparaît seul à la surface. Les fleurs sont pédonculées ; elles se développent à l'aisselle des feuilles ; une seule fleur prend naissance à l'aisselle de chaque feuille, et toutes les feuilles d'un même rameau en sont pourvues. Ou les rameaux florifères se dressent à la surface du sol, les feuilles qu'ils portent se modifient, deviennent de véritables bractées, et l'inflorescence est une grappe plus ou moins allongée ; ou ils restent souterrains, les feuilles basilaires se distinguent à peine des feuilles

normales, les pédoncules de la base sont plus longs que ceux du sommet et l'inflorescence est un corymbe.

La fleur est irrégulière et construite généralement sur le type 4. Le calice, charnu, persistant jusqu'à la maturité du fruit, est en forme de cloche, plus ou moins divisé à son sommet en quatre lobes triangulaires, exceptionnellement en cinq. La corolle, gamopétale, plus longue que le calice, est constituée par un tube à deux lèvres ; une lèvre supérieure généralement en forme de casque à une seule pièce, une lèvre inférieure à trois lobes. Elle se flétrit après la fécondation et se détache d'une seule pièce.

Les étamines sont didynames ; les filets sont soudés à la base du tube de la corolle ; les anthères sont mucronées et couvertes de poils à leur partie inférieure ; elles sont conniventes par leur sommet ; elles sont généralement incluses dans la lèvre supérieure, quelquefois exsertes.

Les carpelles, au nombre de deux, l'un antérieur, l'autre postérieur, sont ouverts et soudés dans toute leur étendue. L'ovaire, aplati latéralement ou arrondi, est donc formé d'une seule loge avec deux lignes placentaires latérales. Les placentas sont renflés et arrivent presque en contact dans le cas d'aplatissement latéral. Le style, unique, filiforme, est canaliculé ; il est plus long que les étamines et fait saillie à l'extérieur ; il est terminé par un stigmat, arrondi, divisé en deux lobes peu accusés. Le nombre des ovules est variable depuis quatre jusqu'à un grand nombre.

Un nectaire jaunâtre entoure incomplètement la base de l'ovaire.

Le fruit est une capsule charnue à déhiscence loculicide.

Les graines, de taille variable, suivant leur nombre, ont leur surface lisse, ridée ou garnie de légères aspérités. Elles contiennent un petit embryon à deux cotylédons mal différenciés, et un abondant albumen.

Ces plantes, dont l'appareil végétatif est entièrement souterrain, se caractérisent non seulement par l'absence de chlorophylle, mais encore par leur inaptitude à en produire. Elles vivent essentiellement en parasites dans les terrains humides, vallées ou coteaux ombragés, fixées aux

racines de diverses plantes, dont elles tirent leur nourriture.

Le genre *Lathræa* fut créé par Linné en 1737. Dès 1700, Tournefort (75) avait créé le genre *Clandestina*, mot d'origine latine de même signification que *Lathræa*. Lamarek, après avoir adopté le genre *Clandestina*, revint plus tard à la nomenclature de Linné dans son *Synopsis plantarum* (45) et dans la troisième édition de sa *Flore française* (46), publiés en collaboration avec de Candolle. Plus tard, divers auteurs, et en particulier H. Baillon (2), admirent deux genres : *Lathræa* L. et *Clandestina* Tourn., où ils firent rentrer les deux ou trois espèces connues d'eux. G. Rouy (66) en fait seulement deux sous-genres : *Eu-Lathræa* et *Eu-Clandestina*. La découverte et l'examen de nouvelles espèces montrent que même cette division en deux sous-genres n'est pas fondée.

II. CARACTÈRES SPÉCIFIQUES. — Un certain nombre d'espèces rangées par Linné dans le genre *Lathræa* en ont été séparées par la suite et rattachées aux genres *Orobanche* Tourn.; *Phelipæa* Tourn. et *Boschniaka* C.-A. Meyer.

L'index Kewensis (40) ne considère que cinq bonnes espèces.

1° *Lathræa clandestina* L., *Clandestina rectiflora* Lam. — Inflorescence corymbiforme ; le rameau floral reste souterrain, les fleurs seules sont à découvert ; pas de véritables bractées ; pédoncules dressés gros et longs, particulièrement les inférieurs, colorés en rouge violacé.

Fleur dressée de 4 à 5 centimètres de longueur. Calice à quatre dents peu profondes. Corolle deux fois et demie plus longue que le calice ; lèvre supérieure en casque ; le tube de la corolle présente au-dessus de l'ovaire un rétrécissement garni de poils. Étamines à anthères incluses. Ovaire aplati latéralement ; style recourbé, fortement saillant ; quatre ovules gros. Nectaire en forme de lamelle.

Capsule aplatie, cordiforme, charnue, s'ouvrant avec élasticité et projetant les graines à une grande distance. Graines grosses, 4 à 5 millimètres, arrondies, bossuées, lisses,

blanchâtres, avec une tache noire circulaire opposée à l'embryon.

2° *Lathræa squamaria* L., *Clandestina penduliflora* Lam. — Inflorescence en grappe de 10 à 15 centimètres de hauteur, dressée, entièrement aérienne, dont le sommet est légèrement retombant; bractées minces, écailleuses, decurrentes, disposées comme les écailles par verticilles de deux.

Pédoncules minces, courts, recourbés vers le bas; fleurs pendantes et toutes ramenées d'un même côté de l'axe.

Les fleurs n'atteignent pas 2 centimètres de longueur. Calice à quatre dents peu profondes, blanchâtre, couvert de poils capités comme le pédoncule et l'axe floral. Corolle à peine plus longue que le calice, blanchâtre, légèrement purpurine, lèvre supérieure non recourbée en casque, tube de la corolle sans étranglement ni anneau de poils. Étamines semi-incluses, légèrement saillantes sous la lèvre supérieure. Style rougeâtre droit se prolongeant de 3 à 4 millimètres au delà de la corolle. Ovaire globuleux, placentas épais avec nombreux ovules.

Capsule arrondie, ovoïde; graines petites à surface réticulée.

3° *Lathræa rhodopea* Dingl. — Cette espèce rappelle le *Lathræa squamaria* par son inflorescence dressée compacte et la petitesse de ses fleurs. Elle se rapproche de *Lathræa clandestina* par son fruit, qui ne renferme que quelques graines. Elle vit en Thrace, sur les pentes nord du Karlyldagh, dans les monts Rhodope, où Dingler (15) l'a rencontrée et décrite.

4° *Lathræa Miqueliana* Franch. et Savat. — Franchet et Savatier (20), dans leur énumération des plantes du Japon, citent deux *Lathræa*: *Lathræa Miqueliana* et *Lathræa japonica* M'q. = *Clandestina japonica*.

Le *Lathræa japonica* rappelle par son port le *Lathræa squamaria*; les fleurs sont petites et groupées en une grappe allongée pouvant atteindre 18 centimètres. Mais la capsule est comprimée, obovale, plus large que longue à maturité; elle rappelle celle de *Lathræa clandestina* par sa forme et ses graines réduites à quatre, à surface lisse et ondulée.

Ce sont là également des caractères du *Lathræa Miqueliana* ; mais, alors que ce dernier a un calice normal à quatre dents et des anthères velues, le *Lathræa japonica* a un calice constamment à cinq dents, deux postérieures triangulaires, trois antérieures plus aiguës, et des anthères glabres.

Ces deux espèces sont-elles distinctes ? Miquel l'affirme. Franchet et Savatier doutent. Pour se prononcer, il faudrait les mieux connaître. Le *Lathræa Miqueliana* a été trouvé dans l'île de Kiou-Siou et le *Lathræa japonica* au mont Fousi-Yama, dans l'île Nippon. La demande de E. Heinricher (34), formulée en 1899 aux botanistes japonais, ne paraît pas avoir été entendue. Si les deux espèces sont réellement identiques, ou si l'une n'est qu'une variété de l'autre, la dénomination qui doit subsister en raison de sa priorité est *Lathræa Miqueliana* Franch. et Savat.

5° *Lathræa purpurea* Cummins. — Le capitain H. A. Cummins (14) a découvert, dans la vallée de Dichu de l'Himalaya oriental, un nouveau *Lathræa* qu'il a décrit avec détail, sauf pour la capsule, qu'il n'a pu observer. Cette espèce se rapproche du *Lathræa clandestina* par ses pédoncules floraux raides et dressés, ses bractées ressemblant aux écailles de la tige, sa corolle deux fois plus longue que le calice, ses étamines à anthères incluses et son ovaire aplati latéralement. Elle s'en distingue par ses écailles nettement pétioles, sa fleur de plus petite taille, son calice velu, presque entier, non distinctement quadrifide, le nombre des ovules (dix à quinze), et aussi par la couleur pourpre de toute la plante ; la tige, les écailles, le calice présentent cette teinte ; la corolle, blanc pourpré, est ornée de veines pourpres.

Lorsqu'on ne considère que les espèces européennes, *Lathræa clandestina* et *squamaria*, on peut avoir une tendance à en faire deux genres différents. Les espèces asiatiques, bien que imparfaitement connues, montrent qu'entre les deux termes extrêmes il y a des intermédiaires. On trouve des plantes qui, par l'inflorescence, la taille et la forme des fleurs, la forme de l'ovaire et le nombre des ovules, se rapprochent de l'une ou l'autre espèce de l'Europe occi-

dentale. H. A. Cummins le fait déjà remarquer à propos de *Lathræa purpurea*; pour lui, on pourrait tout au plus distinguer deux sections : section *Clandestina* et section *Eulathræa*. Il me semble que cette distinction est superflue.

De Martrin-Donos (56) a trouvé dans la vallée du Tescounet (Tarn) une forme qu'il considère comme une variété de *Lathræa clandestina*. Il lui a donné le nom de *pallidiflora* et la décrit ainsi : « Corolle blanchâtre, fleur moins allongée, pédoncule plus court. » Ce sont là quelques-uns des caractères de *Lathræa squamaria*. Il nementionne pas la forme de l'ovaire ni le nombre des ovules. Si cette forme est un hybride des deux espèces françaises, toute discussion relative à la division du genre en sous-genres ou sections serait inutile. Quant à présent, il semble logique de grouper toutes les espèces connues en un seul genre : le genre *Lathræa*.

III. CLASSIFICATION. — Linné a placé le genre *Lathræa* au voisinage du genre Orobanche; Lamarck et de Candolle le font rentrer dans leur famille des Rhinanthacées, où prennent place également les Orobranches. Les Orobranches, ayant été distraites de la famille des Scrophulariacées et groupées en une famille spéciale, celle des Orobanchées Benth. et Hook., Engler et Prantl (18) font rentrer le genre *Lathræa* dans cette dernière famille; H. Baillon (2) divise la famille des Gesnériacées en plusieurs séries; il distingue le genre *Lathræa* du genre *Clandestina*; il range le premier dans la série des Orobranches, et il crée pour le second la série des Clandestines.

Les auteurs précédents ont été plutôt guidés dans leur classification par l'absence de chlorophylle et la vie parasitaire que par l'examen anatomique. Hovelacque (39), en considérant le parcours des faisceaux libéro-ligneux dans le rhizome et dans les feuilles, a montré les affinités du genre *Lathræa* avec les Rhinanthacées et non avec les Orobanchées. E. Heinricher (32) est arrivé à la même conclusion en considérant : la structure et le développement de l'œuf, la constitution de l'embryon, le mode de fixation sur la plante-hôte, les nombreuses ramifications des racines,

les glandes qui tapissent les chambres des écailles, etc.

Dans une classification naturelle, ce n'est pas sur des analogies dans le genre de vie qu'il faut se baser ; les liens de parenté doivent être établis d'après la structure anatomique. C'est donc dans la famille des *Rhinanthacées* qu'il convient de placer le genre *Lathræa*.

Dans la suite de ce travail, je ne considérerai que les deux espèces françaises : *Lathræa clandestina*, *Lathræa squamaria*, n'ayant pu observer les autres espèces.

CHAPITRE II

LA RACINE

I. *Lathræa clandestina*. — J'ai étudié une racine principale provenant d'une jeune germination, et de nombreuses racines adventives partant du rhizome écailleux.

Toutes ces racines ont une teinte jaune orangé, qui, à défaut d'autres caractères, permet de les distinguer des rhizomes toujours blanchâtres. La matière colorante est contenue dans les cellules périphériques ; elle peut être extraite par l'alcool, où elle est soluble ; elle ne se dissout ni dans la benzine ni dans le chloroforme ; elle est détruite par ébullition dans l'eau. Le procédé de conservation, indiqué par Heinricher (32), auquel j'ai eu souvent recours pour empêcher le noircissement, et qui consiste à faire cuire les échantillons dans l'eau bouillante pendant quelques

minutes avant de les placer dans l'alcool, fait donc disparaître la couleur.

On rencontre les jeunes germinations en émiettant les mottes de terre retirées de la fouille ; il est difficile de reconnaître l'orientation de la racine principale. Son géotropisme ne semble pas très accusé. Elle ne présente pas un recourbement manifeste à partir du collet, ce qui devrait se produire assez fréquemment

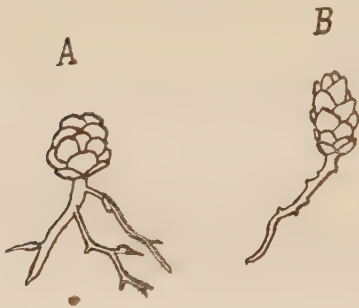


Fig. 1. — Jeunes germinations de *Lat. clandestina*. A. Déterrée le 1^{er} mars. (Grossissement : 2 diamètres.) B. Déterrée le 24 juin. (Grossissement naturel.)

avec des graines orientées dans toutes les directions, et pour des germinations dont la radicule est déjà très développée lorsque les téguments se déchirent. Elle n'a pas non

plus la direction rectiligne qui caractérise les racines à géotropisme accentué. Elle est sinueuse et elle donne déjà de nombreuses ramifications (fig. 1).

Les racines adventives se dirigent dans toutes les directions. Elles sont également sinueuses ; les sinuosités déterminent des plis, qui leur donnent un aspect méésentéroïde, particulièrement aux plus grosses. Elles se ramifient abondamment (fig. 2). Elles prennent naissance en des points quelconques du rhizome. Grêles et filiformes à l'origine, elles sortent sans peine du jeune rameau sans écarter les écailles. Par la suite, elles peuvent atteindre une épaisseur de 7 à 8 millimètres ; cela demande plusieurs années ; les écailles se détachent généralement au bout d'une année et ne gênent par cette croissance.

Une coupe du rhizome, et de la racine adventive qu'il porte, montre clairement l'origine endogène de cette dernière. Les cylindres centraux sont en continuité, mais les parenchymes corticaux sont bien délimités ; il y a eu manifestement digestion et refoulement partiel de l'écorce du rhizome par le sommet végétatif de la nouvelle racine.

Je n'ai jamais rencontré des rameaux adventifs développés sur une racine, comme l'a figuré Chatin (7). Aucun autre auteur n'a signalé le fait. La multiplication peut se faire au moyen de rameaux écailleux ; il n'est pas certain que des racines, même fixées à un hôte, puissent suffire à la régénération.

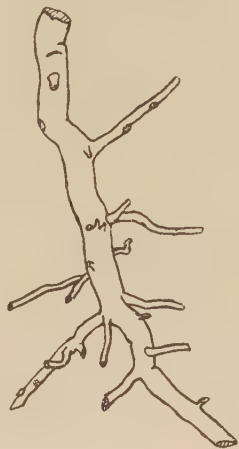


Fig. 2. — *Lat. clandestina*. Racine avec ses nombreuses ramifications. (Réduction : 1/4.)

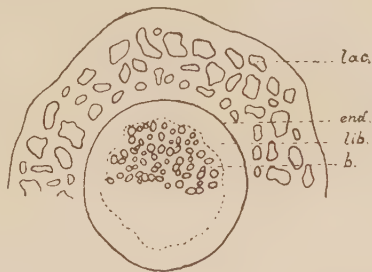


Fig. 3. — *Lat. clandestina*. Coupe transversale d'une racine : lac, lacunes ; end, endoderme ; lib, liber ; b, bois. (Grossissement : 16 diamètres.)

L'extrémité de la racine est pourvue d'une coiffe ; on n'observe jamais de poils absorbants à sa surface.

La structure déjà décrite par Duchartre (17) et par Chatin (7) a été revue et détaillée par Hovelacque (39).

Dans une coupe transversale (fig. 3), on distingue :

1° Une assise pilifère sans poils ; de bonne heure ses cellules se creusent de vacuoles ; les parois s'affaissent et elle se détache par lambeaux ;

2° Une écorce épaisse avec une assise subéreuse, un

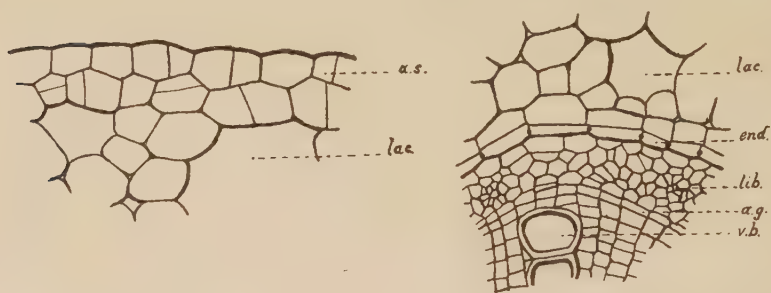


Fig. 4. — *Lat. clandestina*. Coupe transversale d'une racine ; à gauche, région périphérique ; à droite, région profonde ; *lac.*, lacunes ; *as.*, assise subéreuse ; *end.*, endoderme ; *lib.*, tubes criblés ; *ag.*, assise génératrice libéro-ligneuse ; *vb.*, vaisseau du bois. (Grossissement : 130 diamètres.)

parenchyme lacuneux très amylofère et un endoderme ;

3° Un cylindre central sans moelle.

L'assise subéreuse pourrait à peine mériter ce nom ; les parois externes ne présentent qu'une très légère formation cuticulaire colorable par le soudan ; les cellules ont conservé leur vitalité accusée par des divisions radiales et tangentielles (fig. 4). L'assise sous-jacente est également très active et montre les mêmes cloisonnements. Elle ne renferme que de petits grains d'amidon, alors que les cellules profondes sont bourrées de grains volumineux. L'assise externe tombe-t-elle et est-elle remplacée par l'assise sous-jacente, comme l'affirme Hovelacque ? Je n'ai pas observé cette chute ; elle ne paraît pas nécessaire, car les nombreuses divisions radiales et tangentielles de l'une et l'autre assise suffisent pour assurer un revêtement à la racine, quel que soit son accroissement en épaisseur.

Hovelacque a signalé sur les parois radiales de l'endoderme des épaisissements très rapprochés du cylindre central ; ils « sont très peu accusés », ajoute-t-il. Toujours, au contraire, je les ai vus apparaître très nettement après coloration. Ils fixent vivement le vert d'iode et la phloroglucine ; ils ne prennent pas le soudan ; ce sont donc des épaisissements ligneux et non subérifiés. Ils sont linéaires, peu allongés, et assez distants les uns des autres. Ils sont rapprochés du cylindre central, ce qui s'explique par la vitalité de l'endoderme, dont les cellules présentent de nombreuses divisions tangentielles et radiales ; les cellules externes issues de ces divisions prennent les caractères du parenchyme cortical, et les cellules internes gardent leurs caractères endodermiques.

Les assises externes et internes de l'écorce peuvent donc être considérées comme des assises génératrices fonctionnant l'une en direction centripète, l'autre en direction centrifuge ; le reste du parenchyme, bien que présentant également quelques divisions cellulaires, a une vitalité moindre, c'est plutôt un tissu de réserve.

Le cylindre central comprend un anneau libérien et une partie ligneuse centrale séparés par une assise génératrice ondulée. Le liber n'offre aucune particularité ; on y rencontre de nombreux îlots de tubes criblés, noyés dans un parenchyme cellulosique. Le bois comprend de gros vaisseaux réticulés, disposés sans ordre, et un parenchyme non lignifié, dont les éléments sont disposés en files rayonnantes, à l'exception des éléments centraux, qui ont gardé leur disposition méristématique.

Les pôles ligneux sont difficiles à reconnaître ; les vaisseaux primaires sont noyés dans des vaisseaux secondaires de toute taille. Pour reconnaître ces pôles, il faut pratiquer des coupes au voisinage du sommet. Hovelacque dit que les faisceaux sont tri ou tétrapolaires. J'ai vu des faisceaux tripolaires, j'en ai rencontré également qui étaient bipolaires ; cela varie avec le diamètre de la jeune racine. Lorsqu'elle est issue d'un tronc vigoureux, elle est grosse, et le nombre des pôles est de trois ou quelquefois de quatre ;

lorsqu'elle part d'un tronc grêle, elle est mince et ne présente plus que deux pôles.

Le nombre des pôles doit être plus constant et, par suite, seul caractéristique dans une racine issue de germination. Une coupe faite dans une pareille racine à 1 centimètre du collet montre (fig. 5) :

1° Une écorce très développée, recouverte d'une assise pilifère sans poils et comprenant une assise subéreuse, un

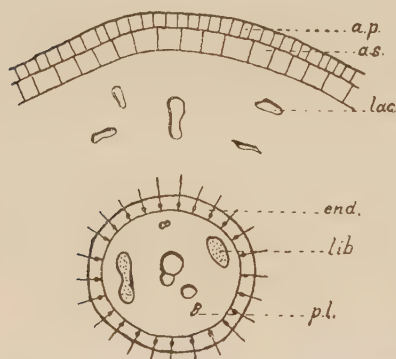


Fig. 5. — *Lat. clandestina*. Coupe transversale d'une racine principale issue de germination : *ap*, assise pilifère ; *as*, assise subéreuse ; *lac*, lacunes ; *end*, endoderme ; *lib*, liber ; *pl*, pôle ligneux. (Grossissement : 95 diamètres.)

parenchyme cortical externe avec méats et quelque lacunes, un parenchyme cortical interne formé de deux ou trois rangées de cellules disposées en lignes circulaires et radiales, et un endoderme typique ; aucun grain d'amidon dans cette écorce ;

2° Un cylindre central avec deux pôles libériens, deux pôles ligneux et quelques gros vaisseaux d'origine secondaire ; les deux pôles ligneux sont formés

de deux à trois vaisseaux spiralo-annelés placés au voisinage du péricycle.

Contrairement à l'opinion d'Hovelacque, la racine de *Lathræa clandestina* est bipolaire et se rapproche par là de celle des Rhinanthacées, au lieu de s'en éloigner comme le dit cet auteur.

Hovelacque affirme que la croissance secondaire est faible ; quelques fouilles lui auraient prouvé le contraire ; les racines de 7 à 8 millimètres de diamètre ne sont pas rares.

Une coupe transversale de ces racines (fig. 6) montre que le cylindre central et l'écorce ont conservé leur épaisseur relative et se sont développés également. L'assise subéreuse n'a encore, comme revêtement protecteur, qu'une mince couche de subérine ; elle présente les cloisonnements

radiaux et transversaux observés sur les plus jeunes. L'écorce, gorgée d'amidon, est creusée de lacunes larges et nombreuses. L'endoderme a conservé ses caractères. Le liber est épais; le nombre des faisceaux libériens s'est accru; le parenchyme semble être écrasé contre l'endoderme, car dans la partie externe les cellules sont aplaties; leurs parois tangentielles sont épaissies, et les divisions radiales sont nombreuses (fig. 7). Le bois montre deux zones faciles à distinguer à la loupe; la ligne de démarcation est nette; elle n'est pas due à un calibre différent dans les vaisseaux, ou à un nombre moindre de ces vaisseaux de part et d'autre de cette ligne; elle provient d'un épaississement

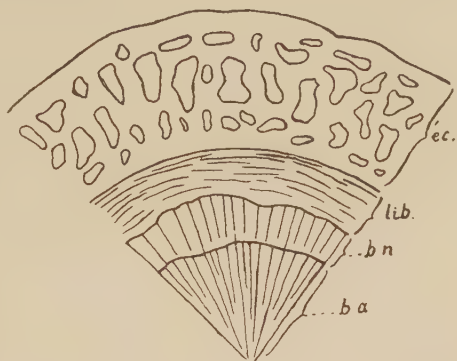


Fig. 6. — *Lat. clandestina*. Coupe transversale d'une portion de grosse racine : *éc.*, écorce; *lib.*, liber; *bn*, bois nouveau; *ba*, bois ancien. (Grossissement : 15 diamètres.)

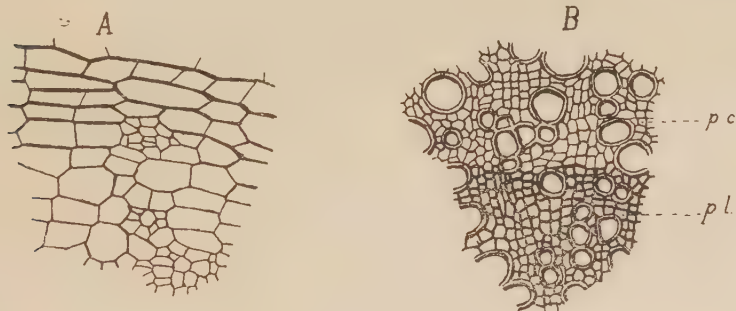


Fig. 7. — *Lat. clandestina*. Grosse racine.

A. Portion de liber et parenchyme libérien. (Grossissement : 150 diamètres.)

B. Portion de bois : *pc*, parenchyme cellulosique; *pl*, parenchyme lignifié. (Grossissement : 55 diamètres.)

et d'une lignification des parois parenchymateuses dans la zone interne, lignification qui n'a pas atteint la région centrale (fig. 7).

La présence de ces deux zones ne permet pas de fixer à deux années l'âge de ces racines. On ne trouve pas l'équi-

valent d'un bois de printemps et d'un bois d'automne dans chacune de ces couches. Il peut y avoir des arrêts dans la végétation, mais ils ne se révèlent pas dans la structure. La lignification du parenchyme indique un état ancien, mais on ne peut affirmer qu'elle cesse et reprend avec les périodes de végétation. Les deux zones observées sont plutôt comparables à l'aubier et au cœur du bois de certains arbres qu'à des couches annuelles. Toutefois, comme ces grosses racines sont fixées sur des rameaux dépouillés de leurs écailles, fortement ramifiés et manifestement anciens, et comme elles sont apparues dès le développement de ces rameaux, vraisemblablement elles sont âgées elles-mêmes de plusieurs années.

II. *Lathræa squamaria*. — Je n'ai pu observer que des racines adventives prenant naissance sur de jeunes rhizomes et d'un diamètre inférieur à 2 millimètres.

Bowman (4) écrit : « De la tige souterraine, entre les écailles, sortent des fibres tendres portant une profusion de petits tubercules ou bulbes qui se fixent sur les racines de Frêne et de Noisetier. » Il s'assura que ces fibres partaient du rhizome en les suivant des suçoirs jusqu'entre les écailles, et, à l'aide du microscope, jusqu'à leur jonction avec les parties ligneuses du rhizome. Il ajoute que cette précaution était nécessaire, parce que beaucoup de racines d'arbres sont constamment trouvées « entangled » entre les écailles. Döll (16) a vu également ces racines adventives en forme de fil, non seulement à l'aisselle des écailles, mais sur d'autres parties des rhizomes écailleux. Krause (44) affirme qu'il n'y a pas de racines adventives dans les conditions normales, mais que de pareilles racines peuvent se développer sur un axe brisé dans des conditions mal connues. Hovelacque (39) dit seulement que « les racines étudiées sont des racines adventives, de même que chez la *Clandestine* ». Heinricher (30) met en doute les conclusions de Bowman et de Döll. Il a observé le cas de Bowman ; les choses ont souvent l'apparence de fins filaments radiculaires prenant naissance à l'aisselle des feuilles écailleuses ;

mais « toute recherche nouvelle a démontré que ces racines étaient seulement coincées entre le rhizome et la base de l'écaille ; et, en brisant l'écaille, on se rendait compte de la réalité ». Plus tard (34), il insiste encore sur l'absence de racines adventives chez *Lathræa squamaria* et considère cette particularité comme un bon caractère spécifique.

Sur tous les échantillons que j'ai examinés, les racines adventives étaient nombreuses, et je ne puis que confirmer entièrement les observations de Bowman. Ce sont des racines grêles, blanchâtres, de même couleur que le rhizome, et sous ce rapport se distinguent des racines de *Lathræa clandestina*. Elles sont ramifiées. Elles portent des suçoirs fixés aux racines étrangères. Une coupe du rhizome à leur naissance montre, sans erreur possible, qu'elles en dérivent et qu'elles ont une origine endogène. Bowman et Heinricher ont insisté avec raison sur la présence de nombreuses racines étrangères coincées entre les écailles. J'ai observé également ces racines étrangères ; en écaillant les rameaux avec soin, il est facile de distinguer celles-ci des véritables racines adventives.

Il est possible que les racines adventives n'existent pas toujours avec la même abondance ; Heinricher n'a peut-être observé que des plantes jeunes, car il décrit un nœud à la base d'où partent deux rhizomes et de nombreuses racines, et il se demande à quel organe appartient ce nœud.

Le *Lathræa squamaria* peut se bouturer comme le *Lathræa clandestina*. Von Schacht (68), dans ses expériences faites au jardin botanique de Schöneberg, a vu croître et fleurir pendant plusieurs années des rhizomes transplantés. Heinricher a fait la même expérience sans obtenir des fleurs. Malgré leur abondance dans les rhizomes, les réserves ne suffisent pas pour assurer la végétation pendant plusieurs années et pour provoquer la formation des fleurs et des fruits. Il faut donc admettre qu'il y a eu production de racines adventives et nutrition aux dépens d'un hôte.

Je n'ai pas déterré de jeunes germinations. Bowman, Irmisch, Heinricher en ont décrit et figuré plusieurs. D'après ces figures, il ne semble pas que la racine principale

ait un géotropisme très marqué. Le géotropisme est nul chez les racines adventives et chez les racines basilaires, comme l'a déjà fait remarquer Heinricher; les unes et les autres croissent dans toutes les directions.

Les racines ne présentent jamais de poils absorbants; leur sommet est protégé par une coiffe.

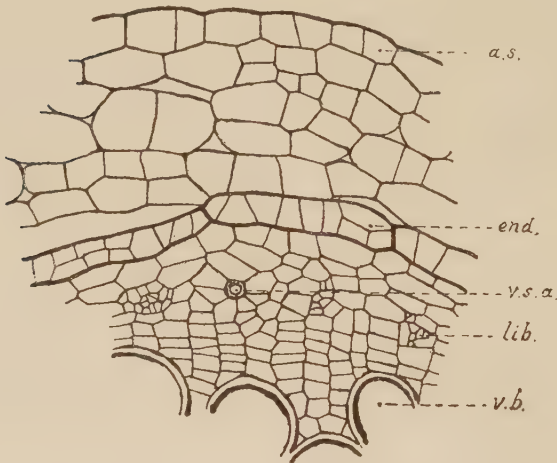


Fig. 8. — *Lat. squamaria*. Coupe transversale d'une racine : *as*, assise subéreuse; *end*, endoderme; *vs.α*, vaisseau spiralo-annulé; *lib*, liber; *vb*, vaisseau du bois. (Grossissement : 200 diamètres.)

La figure 8 donne la coupe d'une jeune racine.

L'assise pilifère a déjà disparu.

L'assise superficielle a ses parois externes très légèrement épaissies et subérifiées; ses cellules se recloisonnent radialement et quelquefois tangen-

tiellement comme chez le *Lathræa clandestina*; mais ici l'exfoliation est fréquente; l'ensemble, constitué par une cellule primitive et les nombreuses divisions auxquelles elle a donné naissance, se détache par ses bords, se recroqueville et tombe; une assise sous-jacente remplace la partie rejetée et subit bientôt le même sort.

Par suite de ces exfoliations répétées, le parenchyme cortical est peu épais; il n'est formé que de cinq à six assises de grands éléments ne laissant entre eux que quelques méats, sans lacunes proprement dites; il en résulte que toute la racine a une consistance plus ferme que chez le *Lathræa clandestina*. Les cellules du parenchyme se recloisonnent dans tous les sens; elles renferment de petits grains d'amidon particulièrement abondants dans les couches profondes; cet amidon disparaît dans les racines en voie de désorganisation; il est récupéré par la plante avant la disparition de l'organe.

L'endoderme est très spécial. Hovelacque trouve que « ses cadres d'épaississement ne sont pas très accusés » ; Krause dit qu'il est difficile à différencier dans les racines jeunes et très facile dans les racines âgées, parce qu'il est formé de deux ou trois couches cellulaires. Je n'ai pas observé les épaississements isolés et caractéristiques. Lorsque l'endoderme est jeune, toutes les parois cellulaires sont très légèrement subérifiées ; elles prennent une très légère teinte jaune avec le soudan ; plus tard les cellules s'allongent tangentiellement et subissent de nombreuses divisions, les nouvelles cloisons restent minces et celluloses ; en même temps la subérification s'accroît dans les parois de la cellule primitive, et l'ensemble forme une sorte d'individualité facilement reconnaissable, comme le dit Krause. L'endoderme ne renferme pas d'amidon. On observe fréquemment des décollements entre l'endoderme et l'assise corticale adjacente ; c'est vraisemblablement à un décollement général qu'il faut attribuer cette observation de Krause « que chez les racines âgées toute l'écorce est rejetée jusqu'à l'endoderme ». Par suite de cette individualisation précoce, l'endoderme ne peut être considéré comme engendrant le parenchyme cortical ; l'assise corticale externe, de durée très éphémère, ne peut être non plus une région génératrice ; le parenchyme cortical, peu développé d'ailleurs, se régénère par ses propres moyens.

Le liber est formé d'un parenchyme à petits éléments sans amidon avec nombreux tubes criblés répartis irrégulièrement en îlots. J'y ai observé les vaisseaux spiralo-annelés déjà signalés par Krause et que Hovelacque n'a pas rencontrés. Ils sont isolés, disposés sans ordre apparent, et sont au nombre de deux ou trois. Leur calibre est faible. Les cellules voisines sont disposées radialement. Ils ne sont pas particuliers au *Lathræa squamaria* ; je les ai vus avec les mêmes caractères chez le *Lathræa clandestina*. Leur origine est inconnue. Ce sont peut-être des vaisseaux primaires qui ont été isolés dans la région périphérique du cylindre central par la formation de l'assise génératrice libéro-ligneuse dans une partie plus profonde qu'à l'ordinaire ;

la place très excentrique des premiers vaisseaux ligneux permet cette supposition.

Le bois est formé de vaisseaux larges, rayés, réticulés et quelquefois ponctués ; ils sont répartis sans ordre et rarement accolés par deux ; ils sont séparés par un parenchyme à parois minces et cellulotiques dans les jeunes racines que j'ai étudiées. Il n'y a pas de moelle.

Les pôles ligneux sont difficiles à distinguer. Krause affirme qu'ils sont au nombre de deux, tout près du péri-cycle ; Hovelacque en aurait vu deux ou trois.

La zone génératrice forme surtout du bois et peu de liber. L'accroissement en épaisseur est dû presque exclusivement au développement du système conducteur de la sève brute.

III. CONCLUSIONS. — Le *système radiculaire*, au moins dans les souches âgées, est constitué principalement par des racines adventives, tant chez *Lathræa clandestina* que chez *Lathræa squamaria* ; on ne peut différencier ces deux espèces par la présence ou l'absence des racines adventives.

Les racines ont originellement une structure *bipolaire*, exceptionnellement tri ou tétrapolaire.

Elles ne présentent pas de *poils absorbants*.

Elles peuvent vivre *plusieurs années* et s'accroître en épaisseur.

Leur surface externe ne présente qu'une très mince *couche cuticulaire* ; il n'y a pas formation d'une couche subéreuse ; les réparations cicatricielles, à la suite de blessures, se font par allongement des cellules voisines perpendiculairement à la surface altérée, et divisions tangentielles, sans apparition de liège.

Des *vaisseaux ligneux spiralo-annelés* peuvent être observés dans le liber.

La *moelle* n'existe pas.

L'écorce est surtout un tissu de réserve ; le cylindre central joue essentiellement un rôle conducteur.

Les *racines des deux espèces se distinguent* :

Par la *couleur*, jaune orangé chez *Lathræa clandestina*, blanchâtre chez *Lathræa squamaria* ;

Par le *développement cortical*; l'écorce est épaisse chez *Lathræa clandestina*; elle est mince chez *Lathræa squamaria*, où l'exfoliation est fréquente;

Par la *fermeté*; l'écorce est lacuneuse chez *Lathræa clandestina* et ne présente que quelques méats chez *Lathræa squamaria*;

Par l'*endoderme*; épaisissements lignifiés et rôle générateur du tissu cortical interne chez *Lathræa clandestina*; parois cellulaires subérifiées et cellules conservant leur individualité malgré des divisions nombreuses chez *Lathræa squamaria*.

CHAPITRE III

LES SUÇOIRS

Les suçoirs ou *haustoria* sont les véritables organes absorbants de la plante. Ils ont été signalés par Meyen (58) comme des pseudomorphoses des racines étrangères sur lesquelles ils étaient fixés. Unger (76) a montré leur véritable nature, et par la suite de nombreux travaux, que j'aurai l'occasion de citer et de discuter, ont été publiés à leur sujet.

A. — *Lathræa clandestina*.

Les suçoirs ont été décrits et figurés par Duchartre (17). Chatin (7), Solms-Laubach (73) ont rectifié certaines erreurs de Duchartre et ont montré, en particulier, que les suçoirs pénètrent jusqu'au bois. Heinricher (32) leur a consacré un mémoire de près de cent pages avec nombreuses figures ; il n'a vu et étudié que des suçoirs fixés sur les racines de Saule ; ses observations anatomiques, bien que très détaillées, ne présentent donc pas un caractère de généralisation suffisant ; il déclare lui-même n'avoir pu suivre, faute de matériel, le développement du suçoir ; il s'est peu occupé de physiologie. A. Fraysse (21) a entrepris, incidemment, l'étude physiologique des suçoirs de *Lathræa* ; c'est sur l'Aune qu'il a vu le *Lathræa clandestina* ; il ne donne aucune figure concernant cette espèce, qui, comme je l'ai déjà dit, paraît avoir été un peu sacrifiée par lui.

Je me suis proposé de revoir les conclusions des auteurs précédents et particulièrement celles de Heinricher, en étendant mes observations à un grand nombre de racines-hôtes appartenant aux familles végétales les plus diverses, et de les compléter par l'étude du développement, de la chute,

et de la réaction de l'hôte, questions qui, jusqu'ici, n'avaient été qu'ébauchées.

J'envisagerai successivement : les caractères externes, la structure anatomique, l'origine et le développement, la fixation sur les corps étrangers, la nutrition, la réaction de l'hôte et les dégâts produits.

I. ASPECT EXTÉRIEUR. — Les suçoirs forment de nombreux renflements sur les racines de la plante mère rampant à la



Pl. I. — Deux fragments de racines de Peuplier garnies de suçoirs de *Lat. clandestina*; photographies prises les 28 et 29 mars 1915. (Gr. nat.)

surface des racines étrangères (Peuplier, Saule, Aune, etc.) (Pl. I). Ils sont solidement fixés, et la racine formatrice se brise lorsqu'on essaie de les détacher. L'affirmation de Duchartre, lorsqu'il écrit : « L'adhérence que le suçoir contracte avec les racines-hôtes ne paraît être jamais forte, car tous ceux que j'ai vus se sont détachés sous une traction assez légère, » ne peut s'appliquer qu'à des suçoirs en voie de

développement. Ils sont quelquefois si nombreux qu'ils semblent être soudés les uns aux autres et donnent l'illusion d'un chapelet dont chacun d'eux constituerait les grains, enlaçant et enserrant étroitement la racine-hôte.

Ils se développent et s'appliquent sur des organes souterrains de toute taille; on en trouve sur des racines de plus de 1 centimètre de diamètre et sur les radicelles les plus fines d'un diamètre de 2 à 3 dixièmes de millimètre. Ils se rencontrent sur les rhizomes et les tubercules, aussi bien que sur les racines. Ils se développent sur les racines mortes comme sur les racines vivantes. J'en ai trouvé sur des corps inertes. Dans une fouille, j'ai déterré un morceau d'ardoise sur lequel trois suçoirs, appartenant à une même racine, étaient fixés; l'un d'eux, le plus ancien, se détacha à la main, les autres ne purent être enlevés qu'à l'aide d'un couteau. Dans une autre fouille, j'ai récolté des suçoirs fixés sur des graviers de nature granitique; la nature friable de ces graviers rendait l'adhérence moins forte.

Leur développement en épaisseur, sur les côtés de la racine-mère, provoque une déviation de cette dernière, qui, un peu plus loin, peut se rapprocher de la racine-hôte et former un nouveau suçoir.

La couleur est jaune orangé comme celle de la racine.

Les suçoirs, vus de face, ont une forme elliptique; vus de côté, ils sont aplatis et s'appliquent, par une assez grande surface, sur le support dont ils épousent la forme; ils entourent presque complètement les organes de petit diamètre.

Leur taille varie avec celle du support; ils sont gros sur les grosses racines, plus petits sur les fines radicelles. Leur plus grand diamètre est ordinairement de 3 à 4 millimètres, exceptionnellement il peut atteindre 5 et 6 millimètres; il ne descend guère au-dessous de 1 millimètre. Je n'en ai pas rencontré de la grosseur du doigt, comme l'indique Pitra (64), et ceux qui, par la taille, sont comparables à un pois, comme le signale Solms-Laubach, sont très rares.

Le grand axe de l'ellipse se confond généralement avec une des génératrices du cylindre auquel on peut assimiler la racine-hôte; il n'est pas en rapport avec l'axe de la racine-

mère, qui, suivant la direction de croissance, est parallèle à l'axe de la racine-hôte ou incliné jusqu'à 90°. Ce fait, qui a été signalé par la plupart des auteurs, n'est cependant pas général. Lorsque la surface-support est irrégulière, comme sur un tubercule d'*Arum*, une écaille de *Lathræa*, une nodosité bactérienne, un morceau de schiste, la direction du grand axe est généralement déterminée par une saillie de cette surface. Dans tous les cas, ce qui détermine la forme et le plan de symétrie du suçoir, ce n'est pas la racine-mère, c'est uniquement l'organe-support.

Duchartre, Chatin, disent que les suçoirs sont tantôt latéraux, tantôt terminaux. Ils ne sont jamais à l'extrémité même de la racine, comme l'a déjà observé Heinricher (30). L'extrémité de la racine est parfois très fine, quelquefois elle est presque collée à la surface du suçoir; dans quelques cas elle est en voie de désorganisation à la suite d'une blessure, mais toujours, ou on peut l'observer se prolongeant au delà du suçoir, ou on en trouve des restes, ou elle a laissé une cicatrice en se déchirant. On peut même observer plusieurs prolongements, car, assez souvent, une ramification se forme au point même où s'est développé un suçoir; cette ramification peut remplacer l'extrémité atrophiée.

II. "STRUCTURE ANATOMIQUE. — Dans tout suçoir, on peut distinguer une partie externe volumineuse et une partie profonde qui s'enfonce à l'intérieur de l'organe nourricier. Cette dernière a généralement la forme d'un coin; c'est le « Saugfortsatz » de Heinricher; je l'appellerai : *cône de pénétration*. Dans les suçoirs normaux, complètement développés, il traverse toute l'écorce et pénètre jusqu'au bois. Cette pénétration, sur laquelle j'aurai l'occasion de revenir, n'a pas été vue par Duchartre, et tous les auteurs se sont étonnés d'une pareille méprise de la part d'un botaniste distingué; Duchartre n'a dû observer que des suçoirs en voie de développement, comme je l'ai déjà fait remarquer, ou des suçoirs anormaux, comme j'aurai l'occasion d'en décrire. Dans les cas ordinaires, la pénétration jusqu'au bois s'observe à l'œil nu; en soulevant l'écorce, on

voit, au-dessous du suçoir, à la surface du bois, une ligne brune, de plusieurs millimètres de longueur, dirigée suivant une génératrice; en grattant légèrement la surface, on s'aperçoit que cette ligne correspond à un sillon creusé dans le bois.

Une coupe transversale et médiane (fig. 9) montre

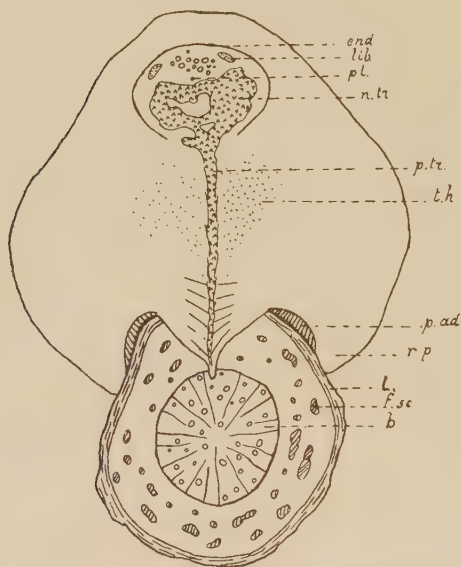


Fig. 9. — Coupe transversale d'un suçoir de *Lat. clandestina* et de la racine-hôte (Chèvrefeuille) : *end*, endoderme; *lib*, liber; *pl*, pôle ligneux; *n.tr*, noyau de trachéides; *ptr*, plaque de trachéides; *th*, tissu hyalin; *pad*, papilles adhésives; *r.p*, replis préhenseurs; *l*, liège; *fsc*, fibres de sclérenchyme; *b*, bois. (Grossissement : 25 diamètres.)

une partie axiale que Heinricher a assez justement comparée à un clou; elle est formée en majeure partie par des éléments conducteurs, des trachéides à ornements lignifiés et réticulés. La tête du clou, où ces éléments forment une masse globuleuse, est le « Tracheidenkopf » de Heinricher; je l'appellerai le *noyau de trachéides*. La pointe du clou va jusqu'au sommet du cône de pénétration; elle n'est formée que d'une ou deux rangées des mêmes éléments

; c'est le « Tracheidenplatte » de Heinricher; je l'appellerai *plaque de trachéides*.

La plaque de trachéides est entourée, dans sa partie supérieure, par un tissu clair à parois tendres se distinguant par sa teinte du parenchyme voisin; en raison de son aspect, je le désignerai sous le nom de *tissu hyalin*. Il dessine assez bien la forme d'un cœur mal délimité sur ses bords. Du chartre comparait l'ensemble du noyau de trachéides et du tissu hyalin à une ellipse « dans laquelle le corps ligneux de la racine occuperait l'un des foyers ».

Le reste du suçoir est formé par un parenchyme plus

ou moins lacuneux avec une assise périphérique, dont les parois externes sont légèrement subérifiées. Ce parenchyme s'étend sur les côtés de la racine-hôte en deux lobes qui assurent la fixation; Chatin les a désignés sous le nom de *replis préhenseurs*. Entre chaque repli et le cône de pénétration, se trouve une sorte de gouttière occupée par des éléments lignifiés allongés perpendiculairement à la surface

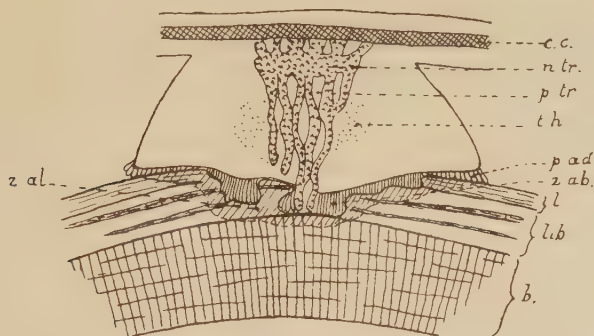


Fig. 10. — Coupe longitudinale d'un suçoir de *Lat. clandestina* et de la racine de Chèvre-feuille sur laquelle il est fixé: *cc*, cylindre central; *ntr*, noyau de trachéides; *ptr*, plaque de trachéides; *th*, tissu hyalin; *pad*, papilles adhésives; *zab*, zone absorbante; *zal*, zone de la racine-hôte altérée par le parasite; *l*, liège; *lib*, parenchyme cortical et libérien; *b*, bois. (Grossissement: 17 diamètres.)

de contact. Ce sont les « Ansatzpapillen » de Heinricher, ou *papilles adhésives*.

En coupe longitudinale et médiane, les différentes parties se présentent comme le montre la figure 10. On reconnaît: le noyau de trachéides en relation avec le cylindre central de la racine-mère; la plaque de trachéides qui se présente ici sous sa forme étalée et qui est toujours entourée par le tissu hyalin; le parenchyme cortical, largement étalé sur la surface de contact sans déterminer des replis préhenseurs; les papilles adhésives s'étendant jusqu'à l'extrémité de cette surface et se développant même sur les bords; le cône de pénétration qui s'enfonce irrégulièrement et atteint le bois dans la région médiane. Les éléments terminaux de ce cône sont allongés perpendiculairement à la surface; ils constituent une zone palissadique que j'appellerai *zone absorbante*.

Les deux coupes précédentes laissent deviner ce que sera une coupe tangentielle pratiquée dans la région médiane. Une ligne centrale, où l'on reconnaît une vingtaine d'éléments conducteurs lignifiés, noyés dans un parenchyme de petites cellules, représente la plaque de trachéides ; elle est entourée par le tissu hyalin, qui dessine une ellipse ; le

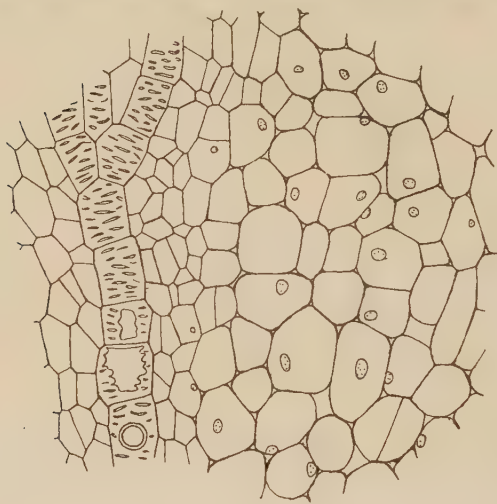


Fig. 11. — *Lat. clandestina*. Une file de trachéides dans une coupe transversale d'un suçoir, avec parenchyme voisin et tissu hyalin. (Grossissement : 185 diamètres.)

parenchyme cortical forme le reste avec son assise périphérique à parois externes subérifiées.

Mes dessins sont, dans leur ensemble, comparables aux figures données par Heinricher. Je n'insisterai que sur quelques détails omis par cet auteur et de nature à expliquer le rôle et la signification du suçoir.

La partie supérieure du noyau de trachéides est formée par le cylindre central de la racine-mère. Dans une coupe transversale du suçoir, il apparaît coupé transversalement, obliquement ou longitudinalement, suivant la direction de l'axe de cette racine par rapport à celui de la racine-hôte. S'il est coupé transversalement, on peut y reconnaître les pôles ligneux et libériens et déterminer l'orientation du suçoir par rapport à ces pôles. Dans la figure 9, le suçoir s'est développé en regard d'un pôle ligneux ; dans d'autres cas, il se forme en face d'un pôle libérien, ou dans un intervalle. Il n'y a pas de règle fixe.

Dans le noyau, les trachéides sont particulièrement nombreux, tassés dans la région centrale, formant une sorte de plaque (fig. 10), de laquelle se détachent, vers le haut, des rangées de trachéides, sorte de trabécules, qui se mettent

en rapport avec les vaisseaux ligneux de la racine-mère, et vers le bas avec les éléments constitutifs de la plaque.

La figure 11 représente une file de trachéides; les éléments en sont gros et courts; les mailles du réticulum lignifié sont très serrées. Les cellules voisines sont petites, fréquemment allongées suivant l'axe; mais on n'y peut distinguer aucun élément semblable à un tube criblé; le suçoir ne possède en propre que des éléments conducteurs à parois lignifiées.

L'endoderme forme un arc presque fermé entourant le noyau dans ses parties supérieure et latérales. Comme dans la racine, on y reconnaît les épaisissements lignifiés sous forme de bandes peu serrées, et les divisions tangentielles

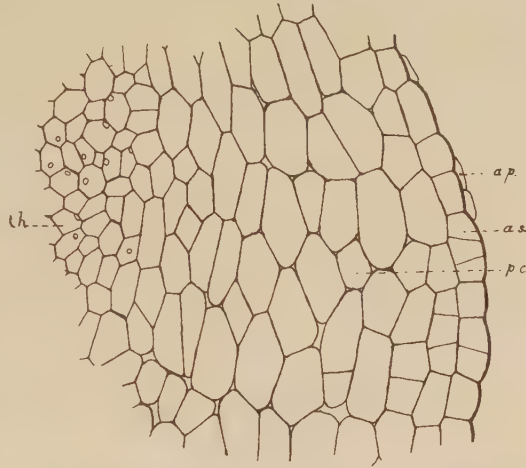


Fig. 12. — *Lat. clandestina*. Une portion du parenchyme cortical et du tissu hyalin dans une coupe transversale d'un suçoir: *ap*, débris de l'assise pilifère; *as*, assise suberreuse; *pc*, parenchyme cortical; *th*, tissu hyalin. (Grossissement: 90 diamètres.)

et radiales. Les caractères s'atténuent peu à peu au fur et à mesure qu'on se rapproche de la plaque de trachéides; les cellules perdent leur régularité; la lignification, qui apparaît encore sur les cloisons obliques des cellules polygonales, s'affaiblit et disparaît. Malgré cette disparition graduelle, l'endoderme se reconnaît encore assez loin pour montrer que le tissu hyalin est toujours en dehors de lui.

Le tissu hyalin dérive donc de l'écorce. Il est formé de petites cellules à parois minces, peu serrées, avec nombreux méats (fig. 11 et 12). Les noyaux cellulaires sont volumineux; ils persistent parfois même après l'action de l'eau de Javel et montrent de nombreuses granulations; ce sont vraisem-

blement les cristaux protéiques signalés par Radklöfer et étudiés par Heinricher et Zimmermann (78).

Heinricher distingue deux parties dans le parenchyme externe : la partie profonde à éléments allongés tangen-
tiellement, sans grands méats, avec petits grains d'amidon ; la partie externe, prolongement du tissu cortical de la racine-
mère, présentant de gros grains d'amidon, dans de grandes
cellules polyédriques, laissant entre elles de larges méats

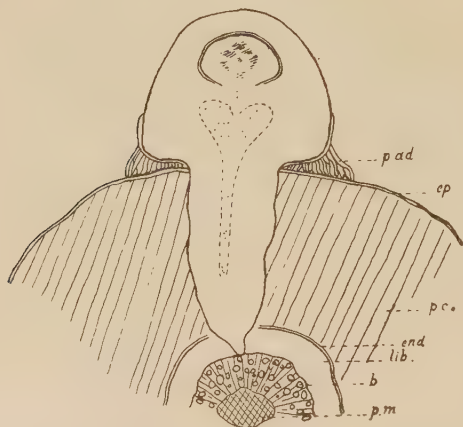


Fig. 13. — *Lat. clandestina*. Suçoir fixés sur un rhi-
zome de la même plante : *pad*, papilles adhésives ;
ep, épiderme ; *pc*, parenchyme cortical ; *end*, endo-
derme ; *lib*, liber ; *b*, bois ; *pm*, parenchyme médul-
laire. (Grossissement : 15 diamètres.)

qui n'arrivent jamais
cependant à former de
grandes lacunes comme
dans la racine. Ces deux
parties peuvent se re-
connaître sur la fi-
gure 12 ; mais on remar-
quera que leur délimi-
tation n'est pas pré-
cise ; le passage de l'une
à l'autre est insensible ;
c'est par un passage
graduel également
qu'on arrive au tissu
hyalin ; tout cet en-
semble a la même ori-

gine et provient de la différenciation du tissu cortical de la
racine. La présence d'amidon n'est pas constante ; la déli-
mitation ne peut donc se faire par la différence de gros-
seur des grains.

Les replis préhenseurs sont considérés comme essen-
tiels par Chatin ; pour Heinricher, ils ne sont pas constants
et ne se rencontrent qu'accidentellement, particulièrement
sur les petites racines, alors qu'ils font défaut sur les plus
grosses. L'opinion de Heinricher est exagérée. Les replis
préhenseurs existent presque toujours, mais leur dévelop-
pement est tardif, et leur taille est variable. Lorsqu'ils
font défaut, comme je l'ai observé en particulier sur cer-
tains rhizomes de *Lathræa clandestina* (fig. 13), c'est que le
développement du suçoir n'est pas achevé ; dans l'exemple

figuré, le noyau de trachéides était à peine ébauché, et dans la plaque on ne distinguait aucun élément conducteur. Dans les suçoirs fixés sur ardoise (fig. 14), les replis préhenseurs sont volumineux; la gouttière qu'ils isolent est profonde; ils ne sont pas développés en proportion des éléments puisés dans l'hôte; ils jouent surtout un rôle mécanique. Ils assurent l'adhérence du suçoir conjointement avec les papilles adhésives; au début, la fixation est assurée par ces dernières; plus tard, les replis préhenseurs viennent augmenter l'adhérence. Ils font partie intégrante de l'organisation; ils ne sont pas surajoutés accidentellement.

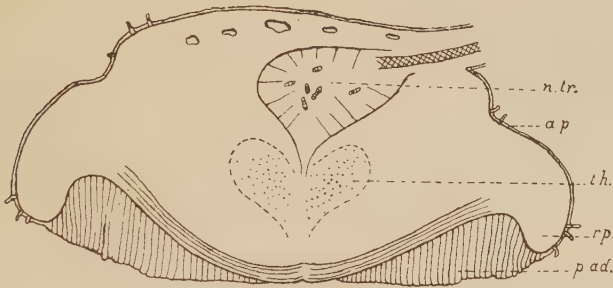


Fig. 14. — *Lat. clandestina*. Suçoir développé sur schiste ardoisier : *ntr*, noyau de trachéides; *ap*, assise pilifère; *th*, tissu hyalin; *rp*, replis préhenseurs; *pad*, papilles adhésives. (Grossissement : 15 diamètres.)

Toute la région externe du suçoir est revêtue d'une assise dont les parois externes sont subérifiées; elle est identique à l'assise subéreuse de la racine, qu'elle ne fait d'ailleurs que continuer.

Exceptionnellement, et sur les suçoirs jeunes, l'assise pilifère persiste; elle est rarement complète, le plus souvent elle est à l'état de lambeaux épars. Elle était cependant continue sur les suçoirs trouvés sur ardoise (fig. 14); elle émettait quelques poils, qui donnaient à la surface, vue à la loupe, un aspect pubescent. Ces poils jouent-ils un rôle dans l'alimentation? Se sont-ils développés parce que le suçoir ne pouvait rien puiser dans son support? A cet égard, on ne pourrait qu'émettre des hypothèses.

Les papilles adhésives sont de longues cellules qui s'appliquent fortement sur la surface de contact et s'insinuent

dans les moindres replis ; à leur extrémité, elles sont souvent entremêlées les unes dans les autres et présentent une forme ondulée. Leurs parois sont partiellement lignifiées ; elles prennent une teinte verdâtre avec la solution

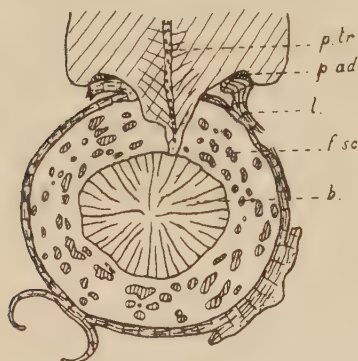


Fig. 15. — *Lat. clandestina*. Sucoir fixé sur une racine d'orme : *ptr*, plaque de trachéides ; *pad*, papilles adhésives ; *l*, liège ; *fsc*, sclérénchyme ; *b*, bois. (Grossissement : 16 diamètres.)

vert d'iode-carmin aluné ; cette lignification s'accroît avec l'âge. L'adhérence est assez forte, sinon pour produire le décollement du liège de la racine-hôte, au moins pour le suivre dans son exfoliation.

La figure 15 montre le liège en partie soulevé, refoulé par la pression du cône de pénétration, et auquel les papilles restent encore adhérentes. Elles ne sont qu'une modification des cellules de l'assise pilifère. Les figures 13 et 14 sont

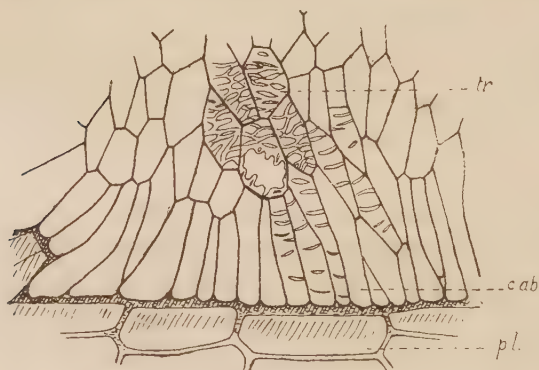


Fig. 16. — *Lat. clandestina*. Extrémité d'un cône de pénétration coupé longitudinalement en contact avec le parenchyme ligneux du cylindre central d'une racine de Chèvrefeuille : *tr*, trachéides ; *cab*, cellules absorbantes ; *pl*, parenchyme ligneux. (Grossissement : 180 diamètres.)

elles se sont collées à cette surface et, en durcissant leurs parois, elles ont constitué de solides crampons.

L'étude du développement confirmera encore cette manière de voir. On peut dire que, sur la surface de contact, toutes les cellules de l'assise pilifère se sont allongées vers l'extérieur ; elles se sont adaptées à une fonction nouvelle ;

La zone absorbante est également formée d'éléments allongés, moins serrés et non enchevêtrés. C'est une sorte de tissu palissadique déjà bien figuré par Solms-Laubach, moins bien représenté par Heinricher. Les cellules s'accrochent fortement au tissu ligneux de l'hôte dans la région médiane et le digèrent peu à peu (fig. 16); sur les côtés, elles s'insinuent dans le parenchyme cortical d'une digestion plus facile; elles s'étalent et se dirigent dans tous les sens suivant la résistance des éléments qu'elles rencontrent (fig. 17). Originellement, elles dérivent de l'assise pilifère; fonctionnellement, ce sont des poils absorbants, avec cette diffé-

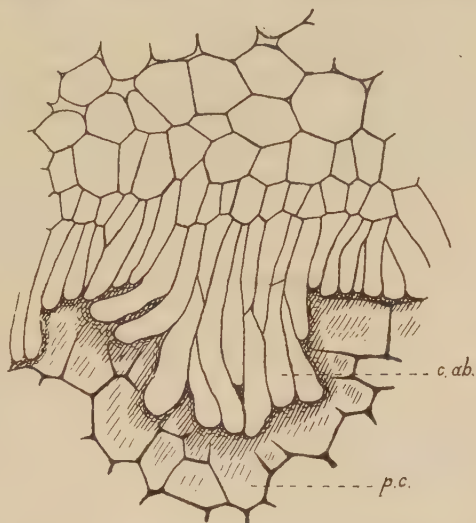


Fig. 17. — *Lath. clandestina*. Région latérale de la coupe longitudinale d'un cône de pénétration fixé sur racine de Chèvrefeuille, montrant la digestion du parenchyme cortical: *c.ab.*, cellules absorbantes; *p.c.*, parenchyme cortical de l'hôte. (Grossissement: 180 diamètres.)

rence que leur croissance terminale s'accompagne de cloisonnements transversaux dans la partie basilaire donnant naissance à un tissu dense et serré.

Les trachéides apparaissent et se différencient jusqu'à l'extrémité du cône lorsqu'il y a contact avec le bois de l'hôte (fig. 16). Certaines cellules absorbantes présentent déjà des granulations à l'intérieur de leur membrane; ces granulations s'étendent et constituent des bandes espacées d'abord, puis de plus en plus serrées; enfin des anastomoses apparaissent et forment un réseau, véritable et solide squelette. Des éléments encore absorbants par une extrémité sont donc déjà différenciés à l'autre; c'est là un développement spécial d'éléments à différenciation très précoce.

Les cellules parenchymateuses du cône sont orientées

parallèlement à la surface dans une coupe transversale. Sur une coupe tangentielle, elles sont dirigées perpendiculairement à cette surface (fig. 18). Dans la région médiane de cette sorte de coin enfoncé dans l'hôte, on reconnaît la plaque de trachéides ; elle est entourée de petits éléments où je n'ai pu déceler la présence d'aucune membrane grillagée rappelant la présence d'un tube criblé. Sur les bords de ce coin, les cellules sont fortement allongées, et leurs sommets sont noyés dans une masse mucilagineuse pro-

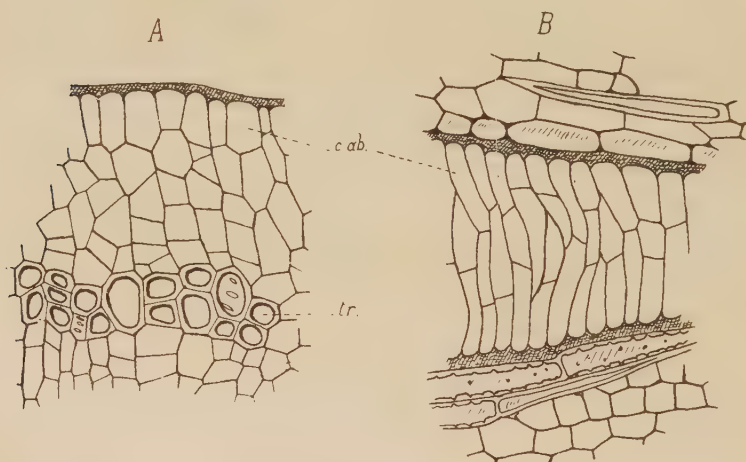


Fig. 18. — *Lat. clandestina*. Coupe tangentielle d'un cône de pénétration enfoncé dans une racine de Chèvrefeuille ; *cab*, cellules absorbantes ; *tr*, trachéides. (Grossissement : 180 diamètres.) — A. Région médiane ; B. Région latérale.

duite par la digestion des tissus de l'hôte. Elles rappellent par leur forme les cellules de la pointe du cône ; elles doivent, elles aussi, contribuer à la nutrition du parasite.

L'étude de la structure nous a montré déjà que le suçoir est le résultat d'un gonflement latéral de la racine et que, par sa forme, par sa symétrie bilatérale évidente, il ne peut être comparé à une ramification de cette racine. L'étude du développement va confirmer cette manière de voir.

III. ORIGINE ET DÉVELOPPEMENT. — Les figures de Heinricher (32) montrent plutôt la structure du cylindre central d'une jeune racine que celle d'un suçoir en voie de déve-

loppement. Cet auteur avoue d'ailleurs n'avoir pu suivre. ce développement, ni la pénétration dans la racine-hôte. Il pense que tout se passe comme chez les autres Rhinanthacées étudiées par Leclerc du Sablon (47).

On ne peut observer l'évolution du suçoir, comme celle d'un organe aérien visible à tout instant; il faut se contenter des résultats de fouilles

plus ou moins heureuses et pouvoir distinguer les suçoirs en voie de croissance des suçoirs arrêtés dans leur développement.

La figure 19 représente une racine de *Lathræa clandestina* garnie de cinq suçoirs inégalement développés.

Le plus gros est voisin de l'extrémité; il était bien adhérent et sa structure était normale. Les autres ou n'étaient pas encore fixés, ou se détachent facilement de la grosse racine

de Saule à la surface de laquelle rampait la racine parasite. Ceux qui n'adhéraient pas pouvaient être considérés comme arrêtés dans leur développement. La croissance rapide du gros suçoir, manifestement apparu le dernier, avait écarté les deux racines l'une de l'autre; les suçoirs voisins



Fig. 19. — *Lat. clandestina*. Racine avec cinq suçoirs à divers états de développement sur racine de Saule. (Grossissement : 4 diamètres.)

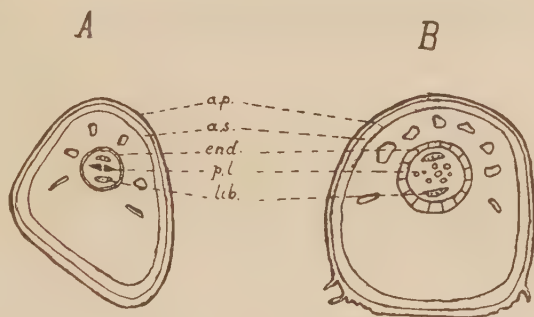


Fig. 20. — *Lat. clandestina*. Jeunes suçoirs en coupe transversale : *ap*, assise pilifère ; *as*, assise subéreuse ; *end*, endoderme ; *pl*, pôles ligneux ; *lib*, liber. (Grossissement : 33 diamètres.) — A. Très jeune suçoir ; B. Suçoir plus âgé.

n'avaient pu conserver le contact avec le support, et leur croissance avait été arrêtée. Il semble donc que le contact d'un corps étranger soit la cause déterminante : dès que ce contact cesse, le développement s'arrête.

Dans tous les cas, un gonflement latéral dirigé vers la racine étrangère constitue la première ébauche d'un suçoir.

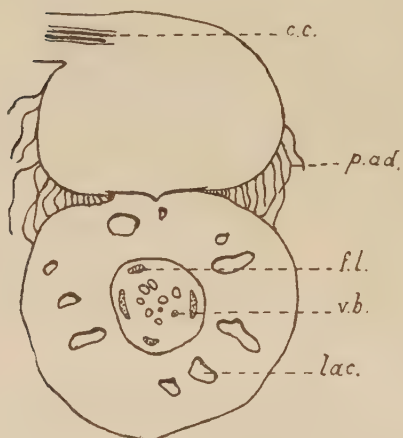


Fig. 21. — *Lat. clandestina*. Jeune suçoir commençant sa pénétration dans une racine de la même espèce : *cc*, cylindre central de la racine-mère ; *pad*, papilles adhésives ; *fl*, faisceaux libériens ; *vb*, vaisseaux du bois ; *lac*, lacunes. (Grossissement : 25 diamètres.)

La figure 20 représente la coupe transversale de deux jeunes suçoirs. Dans le plus jeune, le lobe originel est unique ; dans l'autre, l'aplatissement contre la surface de fixation est déjà apparent. Dans les deux cas, le cylindre central n'a subi aucune modification ; l'endoderme est circulaire et continu, entourant les vaisseaux ligneux et libériens. L'écorce seule s'est développée. Elle est entourée par une

assise pilifère continue qui, au stade le plus avancé, émet déjà des prolongements sur la surface d'adhérence et sur les côtés. L'assise sous-jacente, par sa régularité, apparaît comme la future assise subéreuse. Le parenchyme cortical est massif dans la partie renflée et ne présente aucune lacune. Dans les deux cas, le développement s'est fait en regard d'un faisceau libérien. J'ai cité plus haut un exemple de développement face à un pôle ligneux. Le suçoir peut se développer dans toutes les directions par rapport à la racine-mère ; il n'est influencé dans son développement que par la position de la racine-hôte.

Y a-t-il un foyer procambial bien limité, comme l'a vu Granel (27) chez quelques parasites ? Il semble que toutes les cellules du parenchyme prennent part à la croissance ; j'ai déjà montré qu'elles étaient toutes susceptibles de divisions ;

on observe la multiplication des unes et des autres sans qu'on puisse fixer une région où la division soit plus active ; l'assise pilifère, par des divisions radiales, s'allonge au fur et à mesure du développement, en même temps qu'elle donne naissance aux premiers poils.

Le suçoir est à peine ébauché que déjà sa pénétration

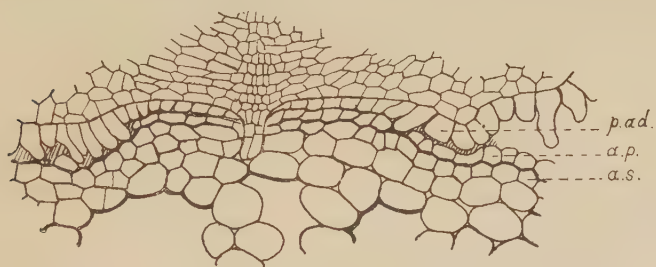


Fig. 22. — *Lat. clandestina*. Pénétration d'un jeune suçoir dans une racine de la même plante : *pad.*, papilles adhésives ; *ap.*, assise pilifère de la racine-hôte ; *as.*, assise subéreuse de la même racine. (Grossissement : 80 diamètres.)

dans l'hôte commence. C'est ce que montre la figure 21. La racine-mère est coupée obliquement, et son cylindre central n'a pu être indiqué. Une légère pointe s'enfonce dans l'hôte qui, dans ce cas, est une racine de *Lathræa clandestina*. Les poils de l'assise pilifère sont abondants et dans leur croissance ils se dirigent vers le support. Le suçoir ne présente encore aucune ébauche d'organisation. A un plus fort grossissement (fig. 22), on voit une orientation dans la région axiale ; les cellules sont légèrement allongées suivant cet axe, particulièrement à la pointe ; là deux files cellulaires ont perforé et digéré les trois assises superficielles. Les papilles adhésives sont aplaties et légèrement lignifiées au voisinage de l'axe ; un peu plus loin elles sont allongées et appliquées fortement contre les cellules de l'hôte qu'elles ont comprimées et parfois digérées. La figure 23 re-

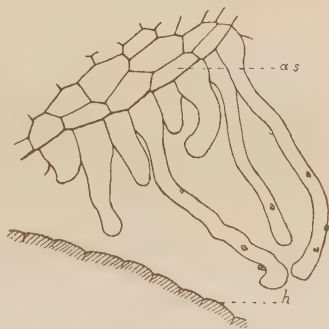


Fig. 23. — *Lat. clandestina*. Poils adhésifs d'un jeune suçoir non encore fixés au support, *h* ; *as*, assise subéreuse du suçoir. (Grossissement : 140 diamètres.)

présente quelques poils latéraux. Ils sont longs, contournés, et présentent un gros noyau au voisinage de leur extrémité; des particules de terre adhèrent à leur surface; ils ont l'aspect des poils absorbants classiques. En ont-ils la fonction? Peuvent-ils puiser dans le sol des éléments nutritifs? Ils ne semblent pas attirés par les particules alimentaires; ils se dirigent tous vers le support, recherchant plutôt un point de fixation; lorsqu'ils le rencontrent, ils s'y fixent, et, dans le cas contraire, ils meurent et se dé-

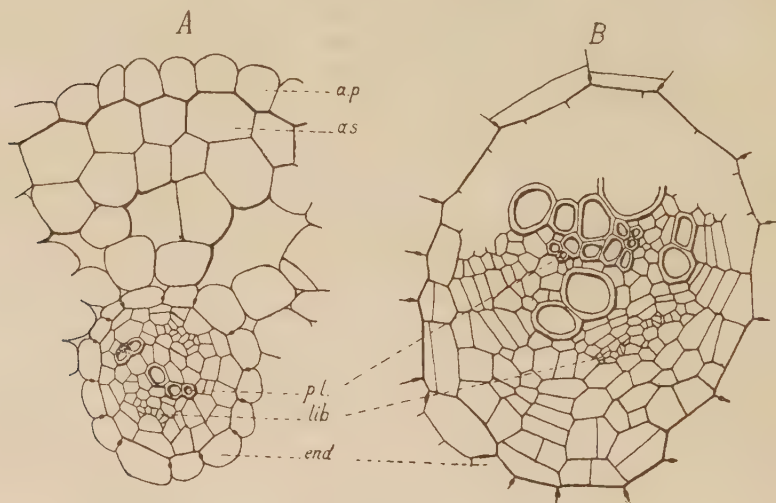


Fig. 24. — *Lat. clandestina*. Coupe transversale du cylindre central de deux jeunes suçoirs: *ap*, assise pilifère; *as*, assise subéreuse; *pl*, pôles ligneux; *lib*, liber; *end*, endoderme. (Grossissement: 185 diamètres.) — A. Très jeune suçoir, le gonflement cortical non représenté est dirigé vers le bas; B. Suçoir plus âgé; dans la région inférieure, correspondant au gonflement cortical, le péricycle s'est multiplié, l'endoderme est encore continu.

tachent avec l'assise pilifère voisine. Dans le cas de supports inertes, les poils latéraux, non adhérents, semblent persister davantage, sans qu'on puisse affirmer qu'ils remplacent fonctionnellement la zone absorbante qui n'a pu se développer.

En même temps que le suçoir s'organise par sa base, le cylindre central de la racine-mère se modifie. Dans la figure 24 (A), il est à peine allongé suivant l'axe; à un stade plus avancé (fig. 24, B), les cellules du péricycle et du parenchyme libérien se sont divisées et multipliées. L'endoderme prend une

forme elliptique; puis, prenant part à la multiplication, il perd ses caractères dans la région axiale et semble s'ouvrir. Il est réduit à l'état d'arc plus ou moins fermé, et dans la région axiale la limite entre le cylindre central et l'écorce n'est plus distincte. Le rôle du cylindre central est sensiblement le même que dans le développement du suçoir de *Thecium divaricatum* étudié par Granel.

Les trachéides s'organisent d'abord dans la région centrale, où ils formeront le noyau, puis dans la région axiale pour constituer la plaque; la différenciation s'opère en direction centrifuge et suit la marche du cône dans sa progression.

Le tissu hyalin s'individualise à son tour; il apparaît au voisinage de la plaque et s'étend vers la périphérie.

Le cône de pénétration se dirige normalement vers l'axe de la racine-hôte; il semble attiré par la sève brute qui circule dans les vaisseaux ligneux. Exceptionnellement, j'ai rencontré quelques suçoirs dont le cône semblait désorienté. Deux jeunes suçoirs adhéraient à un

rhizome de *Lathræa* (fig. 25); le cône du plus volumineux, après s'être dirigé vers l'axe, avait pris une direction oblique, et sa pointe affleurait la surface au-dessous du plus jeune suçoir,

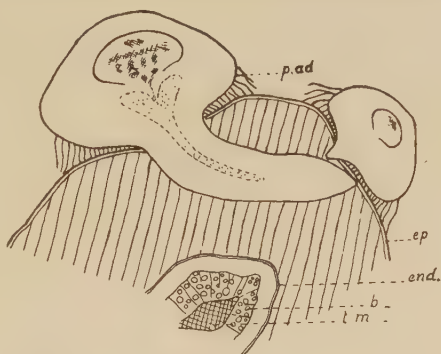


Fig. 25. — *Lat. clandestina*. Deux suçoirs, dont l'un très jeune, fixés sur un rhizome de la même espèce : *pad*, papilles adhésives; *ep*, épiderme; *end*, endoderme; *b*, bois; *tm*, tissu médullaire. (Grossissement : 12 diamètres.)



Fig. 26. — *Lat. clandestina*. Deux suçoirs fixés sur une racine de Peuplier âgée de trois ans : *l*, liège; *f.sc*, fibres de sclérénchyme; *b*, bois. (Grossissement : 11 diamètres.)

dont le cône apparaissait à peine. Sur la coupe d'une racine âgée de Peuplier (fig. 26) intéressant deux suçoirs, le cône de l'un d'eux a une direction normale et sa pointe atteint le bois; le cône de l'autre a une direction oblique et vient couper le cône voisin sans atteindre le bois. Je considère

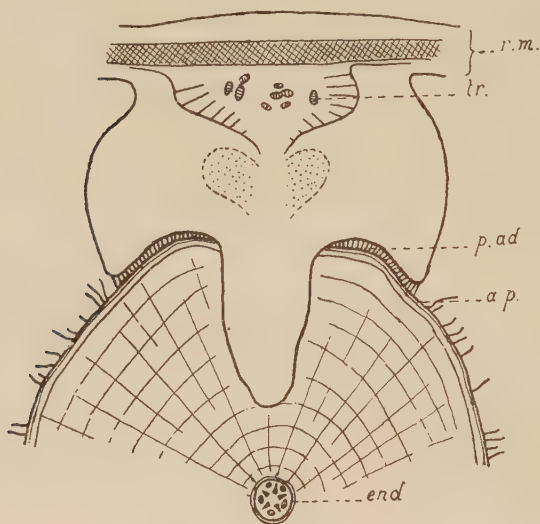


Fig. 27. — *Lat. clandestina*. Un suçoir jeune fixé sur racine tuberculeuse de Ficaire: *rm*, racine-mère coupée longitudinalement; *tr*, trachéides en formation; *pad*, papilles adhésives; *ap*, assise pilifère; *end*, endoderme. (Grossissement: 16 diamètres.)

ces cas comme anormaux; ils sont peu fréquents; je ne les ai rencontrés que sur les organes à écorce épaisse. On ne peut admettre une insuffisance de vitalité de la racine formatrice pour assurer un développement normal du suçoir; car, dans les deux cas, le cône a une longueur suffisante pour atteindre le bois. Il semble plus

logique de supposer qu'un tissu, plus riche en eau que l'ensemble des vaisseaux ligneux, a provoqué le développement de la pointe en direction excentrique; l'eau ruisselle à la surface des rhizomes de *Lathræa* et peut imprégner les tissus périphériques; le cône qui est coupé par un cône voisin a pu constituer pour ce dernier le milieu humide recherché. Ces suçoirs anormaux sont toujours incomplets; les trachéides n'y sont qu'ébauchés. La pénétration du suçoir jusqu'au bois de la racine-hôte, que Duchartre n'avait pas vue, n'est donc pas une règle sans exceptions.

La rapidité du développement et l'ordre d'apparition des différentes parties varient avec la nature de la racine-hôte et la facilité de pénétration. Le suçoir peut être normalement développé, alors que sa pénétration est encore

faible ; sa différenciation intérieure peut n'être qu'ébauchée, alors que la pénétration est déjà profonde. La figure 27 montre un suçoir en voie de développement fixé sur une racine tuberculeuse de Ficaire ; le tissu hyalin est apparent, mais les trachéides n'existent, et en petit nombre, que dans la région du noyau, quoique le cône de pénétration, sans atteindre le cylindre central, soit déjà profondément enfoncé. D'une façon générale d'ailleurs, les trachéides n'atteignent l'extrémité du cône que lorsque celui-ci atteint lui-même le bois de l'hôte.

Les suçoirs peuvent subir un arrêt dans leur développement ; s'ils se trouvent écartés de la racine étrangère, par suite de la croissance rapide d'un suçoir voisin, comme je l'ai montré plus haut, ou par toute autre cause, ils restent figés dans leur forme et n'achèvent pas leur évolution. La figure 28 représente un de ces suçoirs avortés. Le noyau de trachéides est à peine développé ; la plaque n'atteint pas l'extrémité ; le tissu hyalin est relativement abondant ; la zone absorbante apparaît comme une calotte coiffant l'extrémité ; les papilles adhésives ont disparu ; l'assise pilifère est à l'état de lambeaux, dont quelques-uns sont encore garnis de poils.

Le développement du suçoir chez le *Lathræa clandestina* est comparable au développement du suçoir chez les Rhinanthacées décrit par Leclerc du Sablon (47, 48). Comme chez *Melampyrum*, *Rhinanthus*, *Pedicularis*, *Odontites*, *Euphrasia*, l'écorce et le péricycle prennent part à la formation du suçoir, et les cellules absorbantes dérivent de l'assise pilifère. L'endoderme disparaît toujours dans la

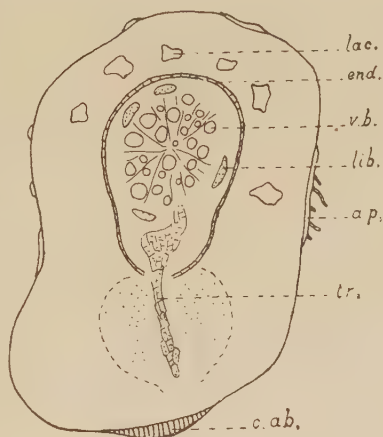


Fig. 28. — *Lat. clandestina*. Jeune suçoir arrêté dans son développement : *lac.*, lacunes ; *end.*, endoderme ; *v.b.*, vaisseaux du bois ; *lib.*, liber ; *ap.*, débris de l'assise pilifère ; *tr.*, trachéides ; *cab.*, cellules absorbantes. (Grossissement : 42 diamètres.)

région axiale chez le *Lathræa clandestina*; si ce n'est pas le cas chez toutes les autres Rhinanthacées d'après Leclerc du Sablon, cela se rencontre chez quelques Santalacées, comme le *Thesium divaricatum*, d'après Granel.

Le suçoir est d'origine exogène, et par son développement il ne peut être comparé à une radicelle. La figure 29 est

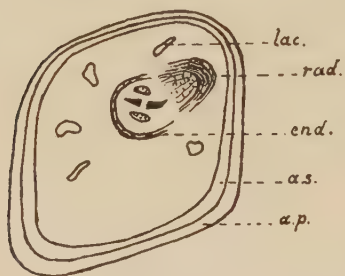


Fig. 29. — *Lat. clandestina*. Très jeune suçoir avec formation latérale d'une radicelle; *lac*, lacunes; *rad*, radicelle en voie de développement; *end*, endoderme; *as*, assise subéreuse; *ap*, assise pilifère. (Grossissement: 50 diamètres.)

très significative à cet égard.

Un jeune suçoir et une jeune racine ont pris naissance en un même point. La jeune racine se développe dans le prolongement d'un pôle ligneux; sa partie centrale est en continuité avec le cylindre central de la racine-mère; elle est recouverte d'un capuchon méristématique qui se développe vers l'extérieur en digérant les tissus voisins. Le suçoir, déjà

visible extérieurement, alors que la jeune racine ne se reconnaît que dans une coupe, est à ce stade constitué uniquement par un gonflement de l'écorce. Il n'y a donc aucune analogie dans le développement entre un suçoir et une racine. Suivant l'expression de Leclerc du Sablon: « Les suçoirs sont des émergences de la racine adaptés à un rôle de succion; ils remplacent les poils radicaux. »

Le développement du suçoir a pour cause une excitation reçue par la racine.

Heinricher pense que cette excitation est surtout de nature chimique, qu'elle est due à des substances sécrétées par la racine-hôte, et que le développement ne peut être provoqué seulement par un simple contact; il précise même l'étendue de la zone d'influence et la fixe à 2 millimètres environ de la surface de la racine influençante; il n'est pas nécessaire que les deux racines soient au contact, il suffit que leur distance soit inférieure à 2 millimètres pour provoquer la formation d'un suçoir. A l'appui de sa thèse, il cite le cas de jeunes suçoirs qui n'étaient pas en con-

tact avec l'hôte. J'ai observé des cas identiques, mais, chaque fois, un examen attentif m'a montré que les suçoirs étaient arrêtés dans leur développement; leur sommet présentait toujours une tache brune, quelquefois réduite à un point à peine perceptible à l'œil nu, quelquefois plus étendue, indice de la mort des cellules superficielles, mort qui s'oppose à tout développement ultérieur.

Si une excitation chimique était nécessaire, comment expliquer la présence de gros suçoirs à la surface de corps inertes? Un morceau de schiste, un gravier ne peuvent produire autre chose qu'une excitation de contact.

Heinricher ne dit rien quant à la nature des substances émises par les racines et dont l'action provoque le développement; si elles existent, autrement qu'en imagination, elles varient vraisemblablement avec la nature des plantes et là serait la raison du prétendu choix de l'hôte par le parasite. Or, le parasite se développe indistinctement sur tous les organes souterrains et ne choisit pas son hôte.

Le développement du suçoir est le résultat d'une simple action mécanique; il est provoqué par le contact d'un corps étranger quelconque offrant une résistance plus grande que celle d'une terre meuble et friable; un caillou, un morceau de gravier peuvent déterminer la formation d'un suçoir aussi bien qu'une racine morte ou qu'une racine vivante.

Il n'est pas nécessaire que le corps étranger renferme des matières nutritives, comme le prétend Leclerc du Sablon pour le *Melampyrum pratense*; le suçoir se forme aussi bien sur les corps qui en sont dépourvus que sur ceux qui en renferment; mais, tirant du support la majeure partie de sa nourriture, son développement ne pourra être complet là où il ne pourra rien puiser.

Outre le contact, il faut une région excitable. Mirande (61), dans son étude sur les Cuscutacées, a pu expérimentalement déterminer l'étendue de cette région. Avec les *Lathræa* l'expérimentation est difficile. Mais, étant donné le rôle de l'assise pilifère dans la formation des parties essentielles du suçoir, considérant, d'autre part, la place de jeunes suçoirs en voie de développement certain au voisinage de l'extré-

mité radiculaire, on peut conclure à la nécessité de l'assise pilifère et limiter la partie excitable à la région recouverte par cette assise.

IV. IMPLANTATION DANS L'HÔTE. — Duchartre (17) a vu cette implantation sur les racines du Peuplier d'Italie surtout, et également sur des racines de Saule, d'Aune, de Charme, et même sur d'autres racines de *Lathræa clandestina*.

Solms-Laubach (73) indique un cas de fixation sur une graine de la plante-mère.

Chatin (8) dit que la Clandestine aux Essarts-le-Roi croît dans un sol où s'entre-croisent les racines de Saule Marsaux, Peuplier, Bouleau, Chêne et Charme et que cette plante paraît accepter toutes les racines des Aimentacées.

D'Abzac de la Douze (1) signale le *Lathræa clandestina* sur les racines de Châtaignier, et Ch. Le Gendre (49) ajoute le Noyer à la liste des plantes parasitées.

M. Col (11-12) a eu l'occasion de l'étudier sur racines de Vigne à la suite de dégâts causés dans un vignoble de la Loire-Inférieure; et dans la même région P. Marsais (54) l'a vu sur Pêcher, Orme et Chêne.

Dans leurs flores, la plupart des auteurs le situent au pied des arbres, et l'opinion s'est accréditée qu'il parasite seulement les espèces ligneuses à feuillage caduc.

Dans le même ordre d'idées, Heinricher (31), à la suite de ses essais de germination, conclut que la germination a lieu vraisemblablement sur les essences ligneuses les plus variées, et qu'il n'est pas certain qu'elle puisse se faire sur les plantes herbacées.

Bouché avait cependant cité, comme plantes parasitées, des herbes comme : *Gentiana lutea*, *Dactylis glomerata*, *Poa pratensis*, *Rumex acetosa*, *Ranunculus acer*. D. Clos (10), en 1861, signalait *Lathræa clandestina* sur *Crithmum maritimum*. L'année suivante de Rochebrune (65) le rechercha avec soin et trouva des suçoirs en particulier sur *Rubus*, *Arum italicum*, *Evonymus europæus*, *Cornus sanguinea*, *Ornithogalum sulfureum*; et, résumant ses observations et celles des auteurs précédents, il donna une liste de quatorze plantes

tant ligneuses qu'herbacées ; il concluait en affirmant : « que toutes ces plantes doivent être, sans exception, vivaces ».

La liste de Rochebrune, si détaillée soit-elle, est cependant fort incomplète. On peut affirmer que le *Lathræa clandestina* se fixe et se développe sur tous les organes souterrains des plantes vasculaires. Il ne marque aucune préférence pour une ou quelques espèces végétales ; aucune espèce ne semble lui être nuisible. Tous les végétaux, susceptibles de croître dans le milieu humide qui lui convient, peuvent être parasités.

Il est abondant sur les arbres et les arbustes qui vivent au bord des cours d'eau. Je l'ai observé sur toutes les espèces de Peuplier (Peuplier noir, Peuplier de Hollande, Peuplier pyramidal, Peuplier Tremble) et sur les Saules ; je l'ai vu sur l'Aune et le Bouleau, sur le Chêne et le Noisetier, sur l'Orme et le Noyer. Je l'ai rencontré sur les racines et les rhizomes de l'Ortie, et sur des Polygonacées comme le *Rumex acetosa*. Je l'ai observé sur les racines de divers Acers : *A. platanoides*, *A. pseudo-platanus*, *A. Negundo*, plantés en bordure de l'allée d'un parc ; et je l'ai vu développer ses fleurs au pied d'un mur recouvert d'une Vigne en espalier.

Dans un verger, au fond d'un vallon humide, il était abondant sur les racines de Pommiers et de Poiriers de haute taille ; je l'ai rencontré sous des Cerisiers et au pied des talus plantés d'Aubépine ; fréquemment ses bouquets floraux apparaissent au milieu des souches de Reines-des-Prés bordant les rivières. J'ai déterré des suçoirs fixés sur racines de Ronces. Nombreuses sont donc les Rosacées qui peuvent lui servir d'hôtes.

Le Lierre porte fréquemment des suçoirs sur ses racines et sur ses tiges souterraines. J'en ai rencontré encore sur des racines de Chèvrefeuille, de Bourdaine, sur les bulbes de l'*Arum maculatum*, sur les racines ordinaires et les racines tuberculeuses de la Ficaire, sur les rhizomes et les racines de la Violette, sur les racines pivotantes de la Berce et du Pissenlit.

Les racines et rhizomes des Graminées n'en sont pas exempts. A l'époque de la floraison du *Lathræa clandestina*, la végétation n'est pas assez avancée pour permettre une détermination spécifique certaine. L'indication précise de

l'espèce importe peu d'ailleurs ; au point de vue végétatif, les différences sont trop faibles pour que la fixation vue sur quelques espèces, *Poa*, *Dactyle* ou *Brome*, ne puissent s'observer sur les autres.

On a cité des cas d'auto-parasitisme sur la graine et sur les racines ; j'en ai observé également sur les rhizomes et sur les écailles.

Les suçoirs n'ont pas été vus avec certitude sur les Conifères. A.-L. Letacq (50) a signalé l'importation et le développement du *Lathræa clandestina* dans un parc planté de Conifères. Je l'ai observé dans un petit bois de *Pinus austriaca* Hoess ; le terrain, formé d'alluvions, était broussailleux et les feuilles difficiles ; le parasite était peu abondant ; tous les échantillons que j'ai ramassés étaient fixés sur racines de Ronce (1).

S'il y a doute pour les Conifères, il ne peut y en avoir pour les Cryptogames vasculaires. L. Corbière (13) a signalé l'importation accidentelle de *Lathræa clandestina* avec une touffe d'*Osmonde* sur laquelle il était vraisemblablement fixé. Pour ma part, j'ai vu fréquemment des fleurs au milieu des touffes de *Polypodium vulgare*, et, si je n'ai pas trouvé des suçoirs fixés sur les racines de cette espèce, j'ai déterré en plusieurs points des rhizomes de *Pteris aquilina* recouverts de suçoirs.

La grande variété des plantes sur lesquelles les suçoirs ont été observés avec certitude m'autorise à affirmer que le *Lathræa clandestina* n'est pas spécialisé quant à la nature de son hôte. S'il est plus fréquent sur les organes ligneux et vivaces, il existe aussi sur les racines herbacées et sur des organes de peu de durée comme les bulbes d'*Arum* et les racines tuberculeuses de Ficaire.

Heinricher (30-32) insiste sur la forme massive du cône de pénétration, dont les contours sont toujours bien limités et oppose cette forme à celle du cône de pénétration de *Lathræa squamaria*, où les éléments terminaux sont divergents. Ses conclusions sont déduites de l'examen d'une seule plante-

(1) Heinricher (36) a signalé une jeune germination de *Lat. clandestina* sur *Cupressus elegans*.

hôte. Cette forme massive se rencontre-t-elle dans tous les cas? et peut-on la considérer comme un caractère spécifique? C'est ce que je vais examiner en décrivant le mode d'implantation sur différentes espèces ligneuses et herbacées.

Populus alba L.

et **Populus nigra**

L. — Le cône de pénétration est bien limité; en exceptant les cas anormaux signalés ci-dessus, il s'enfonce jusqu'au bois, quelle que soit la grosseur de la racine attaquée et l'épaisseur de l'écorce. Il traverse le liège, digère les parenchymes cortical et libérien, écarte ou perfore les îlots de sclérenchyme et pénètre dans le parenchyme ligneux.

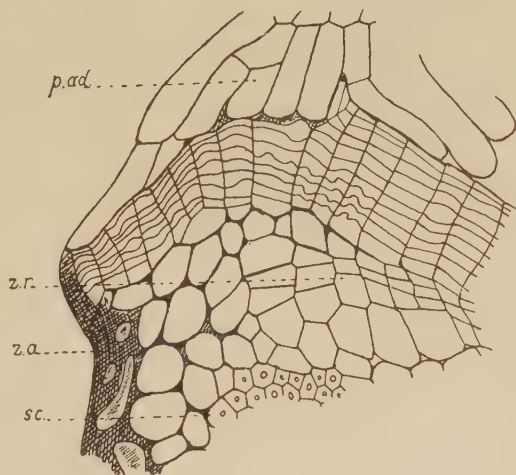


Fig. 30. — Liège et écorce de Peuplier au voisinage d'un suçoir de *Lat. clandestina* : *pad*, papilles adhésives; *zr*, zone de régénération; *za*, zone altérée; *sc*, sclérenchyme. (Grossissement : 225 diamètres.)

Le liège est refoulé, plissé sur les bords comme le montre la figure 30. Les éléments parenchymateux à parois celluloseuses sont déformés et aplatis au contact immédiat du suçoir; leur contenu a fait place à une matière jaune brunâtre qui imprègne également les parois; il en résulte une zone brune qui s'oppose à la teinte claire du suçoir et qui va en s'estompant au fur et à mesure qu'on s'éloigne. Pour Pitra et Solms-Laubach, cette substance brune est de nature subéreuse; pour Heinricher, elle réagit comme la lignine. La phloroglucine et l'acide chlorhydrique lui communiquent une teinte rose; avec le mélange vert d'iode carmin aluné, elle prend une teinte bleu violacé; le soudan ne la colore pas. Ce n'est donc pas de la subérine; elle présente les caractères de la lignine, dont elle n'est qu'une variété. Lorsqu'on s'éloigne du suçoir, les modifications sont

de moins en moins sensibles ; les cellules conservent leur forme, et leur contenu ne semble pas altéré ; les membranes sont légèrement modifiées et épaissies ; les méats élargis sont

remplis de matière brune (fig. 30).

Les îlots de sclérenchyme constituent un obstacle à la pénétration, qui se manifeste soit par un étranglement du suçoir, soit par une bifurcation du cône, comme l'a déjà figuré Heinricher ; on rencontre fréquemment

au milieu du cône des éléments fibreux non encore digérés.

Le parenchyme ligneux est lui-même atteint sur une pro-

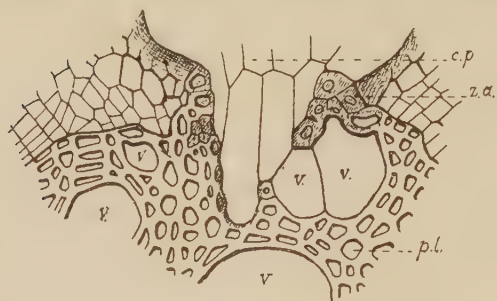


Fig. 31. — Pénétration d'un suçoir de *Lat. clandestina* dans le bois d'une racine de Peuplier : *cp*, pointe du cône de pénétration ; *za*, zone altérée ; *v*, vaisseaux ligneux ; *pl*, parenchyme ligneux. (Grossissement : 225 diamètres.)

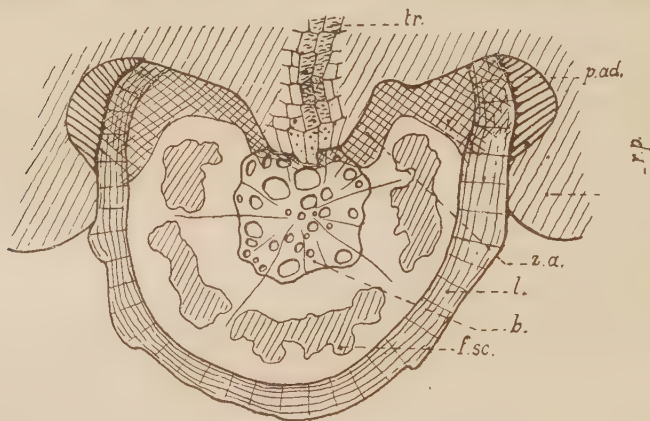


Fig. 32. — Suçoir de *Lat. clandestina* sur jeune racine de Chêne : *tr*, trachéides ; *pad*, papilles adhésives ; *rp*, replis préhenseurs ; *za*, zone altérée ; *l*, liège ; *fsc*, fibres de sclérenchyme ; *b*, bois. (Grossissement : 68 diamètres.)

fondeur variable. La pointe du suçoir recherche le contact avec les vaisseaux du bois (fig. 31) ; elle ne semble pas guidée dans son développement par les rayons médullaires moins résistants et plus riches en matières nutritives, en particu-

lier en amidon ; elle semble attirée uniquement par les canaux où la sève circule.

Avant leur digestion, les membranes lignifiées des fibres de sclérenchyme, des vaisseaux ou des parenchymes ligneux, subissent des modifications visibles sur les éléments voisins du cône : gonflement de la paroi et modification chimique mise en évidence par une plus faible coloration avec les réactifs habituels de la lignine ; apparition d'une substance brune à l'intérieur des éléments ; déformation de ces éléments et formation à leurs dépens d'une matière brune amorphe.

L'assise génératrice altérée à distance cesse de fonctionner.

Salix cineræa L. — Les suçoirs sont nombreux et se rencontrent sur des racines de toute taille. L'implantation se fait comme chez le Peuplier. Le cône perfore la couche de liège et l'écorce, gêné parfois par les paquets de sclérenchyme ; il pénètre jusqu'au bois sans l'entamer profondément, car il rencontre presque aussitôt quelques-uns des larges et nombreux vaisseaux particuliers à cette espèce.

Alnus glutinosa Goertn. Le *Lathræa clandestina* est également très commun sur toutes les racines de cet arbre. L'implantation des suçoirs ne présente aucune particularité. Je n'ai pas remarqué une attraction spéciale exercée par les nodosités bactériennes comme l'a signalé A. Fraysse (21).

Quercus pedunculata Ehrh. — La pénétration du suçoir jusqu'au bois s'observe sur les grosses comme sur les petites racines. Les fibres de sclérenchyme associées en paquets volumineux entraînent quelquefois la division du cône

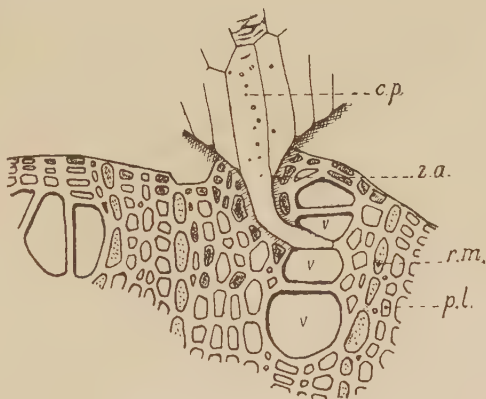


Fig. 33. — Pénétration d'un suçoir de *Lat. clandestina* dans le bois d'une racine de Bouleau : *cp*, pointe du cône de pénétration ; *v*, vaisseaux ; *pl*, parenchyme ligneux ; *rm*, rayon médullaire ; *za*, zone altérée. (Grossissement : 200 diamètres.)

perforant. Le parasite fait sentir son action sur une large zone (fig. 32). Il s'enfonce dans le bois, atteint un gros vaisseau, qu'il perfore souvent.

Betula alba L. — La pénétration est facile et rapide en raison de la faible épaisseur de l'écorce ; l'anneau presque continu de sclérenchyme n'oppose qu'une faible résistance, et le

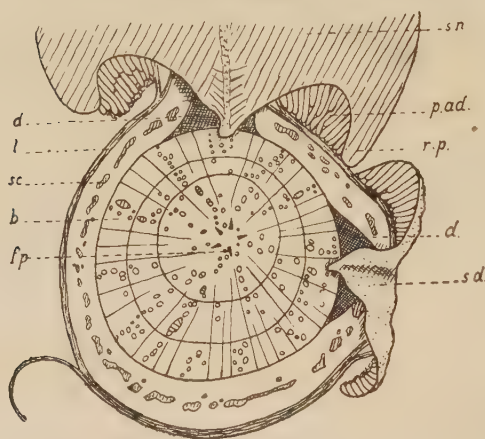


Fig. 34. — Racine de Noisetier avec un suçoir normal de *Lat. clandestina*, *sn*, et les restes d'un suçoir détaché *sd* ; *pad*, papilles adhésives ; *rp*, replis préhenseurs quelquefois soulevés par l'exfoliation du liège *l* ; *d*, vide creusé par le décollement de l'écorce suivant l'assise génératrice libéro-ligneuse ; *sc*, sclérenchyme ; *b*, bois ; *fp*, faisceaux primaires. (Grossissement : 15 diamètres.)

bois est facilement atteint. La figure 33 montre les cellules terminales du cône, qui, après avoir digéré quelques cellules parenchymateuses, se sont dirigées obliquement pour atteindre un groupe de quatre vaisseaux ; elles ont détruit assez facilement la lamelle

moyenne de la cloison séparant deux de ces vaisseaux et se sont insinuées dans l'inter-

valle. Ici la recherche de la sève brute comme liquide nourricier est évidente. L'exfoliation fréquente de l'écorce du Bouleau donne une mauvaise adhérence au suçoir. Les papilles adhésives et les replis préhenseurs sont soulevés par cette exfoliation. La durée de fixation doit être faible et la cicatrisation rapide, car je n'ai pas rencontré les traces de suçoirs détachés, traces fréquentes chez la plupart des autres hôtes.

Corylus avellana L. — Sur la figure 34 on aperçoit la coupe d'un suçoir normal et celle de la trace laissée par un suçoir disparu. Comme dans le Bouleau, l'écorce est mince et la pénétration facile ; l'adhérence est faible en raison de l'exfoliation du liège, et malgré un grand développement des papilles adhésives ; la vie du suçoir est courte, car aucune formation ligneuse ne s'est développée autour du cône

du suçoir détaché ; les replis préhenseurs du suçoir normal sont à peine ébauchés. Dans les deux cas, il y a eu décollement suivant l'assise génératrice libéro-ligneuse, région molle et de peu de résistance surtout au printemps ; malgré cela, le suçoir n'a pas pénétré dans cet espace libre ; à peine s'est-il renflé dans cette direction ; il a continué sa marche vers le bois ; ce qui l'attire, ce ne sont pas les matières nu-

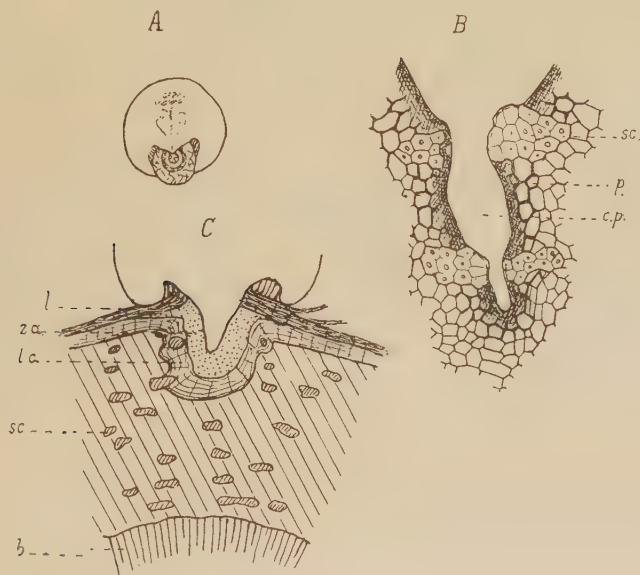


Fig. 35. — Suçoirs de *Lat. clandestina* sur racines d'Orme. — A. Très petite racine. (Grossissement : 20 diamètres.) — B. Pénétration dans l'écorce sur racine âgée ; *sc*, sclérenchyme ; *p*, parenchyme ; *cp*, cône de pénétration. (Grossissement : 55 diamètres.) — C. Suçoir dont le cône est entouré de liège cicatriciel : *l*, liège externe ; *za*, zone altérée ; *lc*, liège cicatriciel ; *sc*, sclérenchyme ; *b*, bois. (Grossissement : 15 diamètres.)

tritives abondantes dans une assise génératrice, ce sont les vaisseaux ligneux.

Ulmus campestris L. — Les suçoirs sont nombreux et fréquents sur les racines d'Orme. Sur les petites racines à aspect coralloïde, ils provoquent une large échancrure et pénètrent facilement jusqu'au bois, et leurs replis préhenseurs relativement très développés entourent l'hôte presque complètement (fig. 35, A). Sur les racines d'un an, ils atteignent encore le bois, provoquant sur les parenchymes voisins les modifications habituelles. Sur des racines de

trois ans où l'écorce atteint 2 millimètres d'épaisseur, la pénétration semble plus difficile, et, comme l'adhérence est mauvaise, toujours en raison de l'exfoliation du liège, il n'est pas rare de rencontrer des suçoirs avortés dont la pointe n'a pu atteindre le bois. La figure 35, B, représente l'extrémité de l'un d'eux; il a traversé successivement deux îlots de sclérenchyme et il semble épuisé par cet effort. La

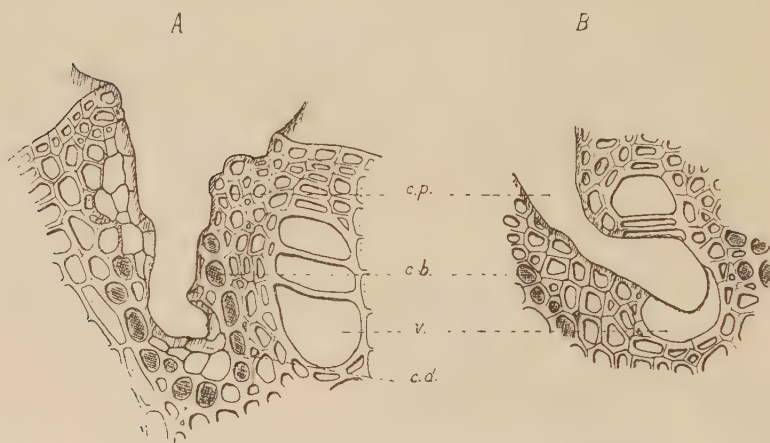


Fig. 36. — Sucoir de *Lat. clandestina* pénétrant dans le bois d'une racine d'*Acer*: *cp*, cône de pénétration; *v*, vaisseaux; *cb*, cellules remplies d'une matière brune; *cd*, cellules en voie de digestion. (Grossissement : 190 diamètres.) — En A, la pointe du suçoir se dirige vers un vaisseau; en B, une coupe voisine montre la pénétration dans ce vaisseau.

figure 35 C donne la coupe d'un suçoir dont le développement est certainement arrêté, car sa pointe est déjà circonscrite par une épaisse couche de liège.

Acer platanoïdes L. — On retrouve les mêmes particularités que dans l'Orme : fixation sur racines coralloïdes et sur grosses racines. Les suçoirs avortés sont toutefois plus rares parce que l'écorce est plus mince et que les fibres sclérenchymateuses sont moins abondantes. Je signalerai sur les racines coralloïdes une tendance à la division du cône; quelquefois le suçoir présente deux pointes, dont l'une est en contact avec un vaisseau ligneux et l'autre semble poursuivre son développement vers un autre vaisseau. Partout le suçoir recherche les vaisseaux ligneux. La figure 36 représente

deux coupes d'une grosse racine et d'un même suçoir à deux niveaux différents; en A, le suçoir n'est pas en contact avec trois gros vaisseaux accolés, mais la pointe s'infléchit vers eux; en B, une cellule terminale pénètre largement et profondément dans le plus gros de ces vaisseaux. Le parenchyme ligneux est modifié sur une assez grande profondeur; la matière brune, non dissoute par le traitement à l'eau de Javel, est encore visible dans quelques cellules où elle a été figurée en noir.

Pommier, Poirier. — Je ne puis préciser la nature spé-

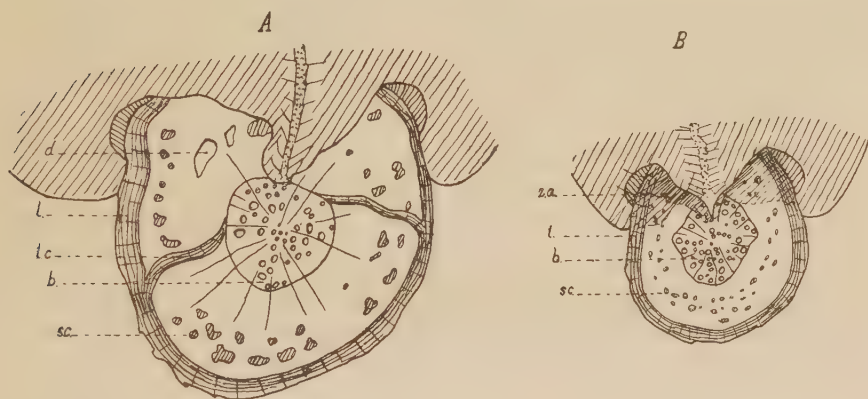


Fig. 37. — A. Suçoir de *Lat. clandestina* sur jeune racine de Pommier : d, déchirure ; l, liège externe ; lc, liège cicatriciel ; b, bois ; sc, sclérenchyme ; les vaisseaux voisins du suçoir renferment une matière brune. (Grossissement : 36 diamètres.) — B. Suçoir de *Lat. clandestina* sur racine de Poirier ; za, zone altérée. (Grossissement : 25 diamètres.)

cifique des racines. Il s'agissait de gros arbres fruitiers âgés d'une cinquantaine d'années. Ils avaient été greffés dans leur jeune âge, peut-être sur un sujet de même espèce, peut-être sur une espèce voisine, mais certainement de même famille.

Grosses et petites racines étaient attaquées par le parasite, et de nombreuses cicatrices indiquaient la place d'anciens suçoirs. L'implantation était normale, et le cône de pénétration atteignait le bois. Sur la figure 37, A, on remarquera une légère déviation causée par un îlot de sclérenchyme, et quelques déchirures dans le parenchyme cortical, résultat d'une pression mécanique. La figure 37, B, montre une pénétration profonde dans le bois. Dans les deux cas, le paren-

chyme cortical est modifié sur une grande étendue ; l'action parasitaire s'est fait sentir jusqu'au niveau des replis préhenseurs et même au delà.

Rubus fruticosus L. — Là encore les suçoirs se rencontrent sur les grosses et sur les petites racines, et de nombreuses cupules indiquent la place d'anciens suçoirs. Le cône de pénétration traverse toute l'écorce et se met en relation avec les larges vaisseaux ligneux.

Rhamnus frangula L. — La racine est ligneuse ; elle présente des fibres de sclérenchyme ; elle est rougeâtre, et cette teinte est due à une matière colorante contenue dans le liège. Cette matière n'est pas un obstacle à la pénétration du suçoir, qui, comme toujours, traverse toute l'écorce et atteint le bois.

Lonicera periclymenum L. — Les racines blanchâtres, ligneuses, souvent ondulées, sont parasitées, quelle que soit leur taille. Les figures 9, 10, 16, 17 montrent la structure de ces racines et le mode de pénétration. En coupe longitudinale, la surface de contact est irrégulière, les éléments celluloseux étant digérés plus rapidement que les éléments lignifiés. Le bois est toujours atteint par la région médiane du suçoir ; quelques cellules terminales s'organisent déjà en trachéides dans cette région. Sur les parties latérales, les cellules absorbantes sont moins serrées ; elles prennent souvent une direction divergente par leur extrémité.

Urtica dioica L. — On rencontre des suçoirs sur les racines et sur la portion radicante des tiges.

Sur les racines, la pénétration est facile et profonde. Ce ne sont plus des racines ligneuses à proprement parler. Les fibres corticales isolées ou associées en paquets sont de nature celluloseux ; la région centrale est divisée en quatre secteurs (fig. 38, A). Deux d'entre eux, situés en regard des faisceaux ligneux primaires, sont constitués par un parenchyme celluloseux très riche en amidon ; leurs éléments sont disposés en séries rayonnantes. Les deux autres renferment de larges vaisseaux, des fibres ligneuses et un parenchyme celluloseux. Dans l'exemple figuré, le suçoir a pénétré dans un secteur amylofère, puis, quittant ce mi-

lieu particulièrement riche en réserves nutritives, il s'est dirigé vers un secteur vasculaire, où il s'est mis en contact avec quelques canaux. J'ai observé un suçoir dont il ne restait que les replis préhenseurs et le cône de pénétration ; il s'était enfoncé dans un secteur amylière et n'avait pu atteindre sans doute un faisceau vasculaire ; aucun trachéide



Fig. 38. — Suçoirs de *Lat. clandestina* sur Ortie. — A. Racine : fp, faisceaux primaires ; sa, secteur amylière ; sv, secteur vasculaire ; f, fibres cellulosiques ; l, liège. (Grossissement : 27 diamètres.) — B. Rhizome : le suçoir a traversé la moelle, m, et s'est mis en contact avec un faisceau libéro-ligneux, flb. (Grossissement : 3 diamètres.)

ne s'était formé à la pointe ; le suçoir n'avait pas achevé son développement.

Sur une tige souterraine un suçoir avait traversé l'écorce mince ; n'ayant pas rencontré un des rares faisceaux vasculaires de la périphérie, il avait continué son développement dans le tissu médullaire très abondant et s'était mis en contact avec un faisceau ligneux opposé au point de pénétration (fig. 38, B).

Hedera Helix L. — Le Lierre est abondant dans les terrains incultes et sous les taillis où croît le *Lathræa clandestina*. Ses tiges, cachées sous les feuilles sèches, souvent souterraines, sont fréquemment couvertes de suçoirs normaux et de débris d'anciens suçoirs. Les racines adventives qui prennent naissance sur ces tiges sont également parasitées malgré leur faible grosseur.

Le liège de la tige, avec ses cadres subérifiés recouverts intérieurement d'un dépôt de lignine, est perforé ; l'écorce

est traversée et le suçoir pénètre dans un faisceau libéro-ligneux ; il écarte l'arc ligneux externe, le liber sous-jacent, et s'enfonce dans la partie ligneuse pour se mettre en contact avec un vaisseau (fig. 39).



Fig. 39. — Pénétration d'un suçoir de *Lat. clandestina* dans un faisceau libéro-ligneux d'une tige de Lierre: *cp*, cône de pénétration; *lib*, liber; *v*, vaisseaux du bois; *pl*, parenchyme ligneux; *s*, canal sécréteur, avec gouttelettes oléorésineuses dans les cellules sécrétrices; *c*, cristal d'oxalate de chaux. (Grossissement : 225 diamètres).

Sur les racines, la pénétration est large et profonde. La pointe atteint la masse centrale ligneuse comme sur une racine d'arbre ou d'arbuste.

Viola odorata L.

— La Violette est également atteinte dans ses tiges souterraines comme dans ses racines.

Sur une petite racine (fig. 40, A), un suçoir a échancré largement l'écorce ; il a pénétré profondément dans la

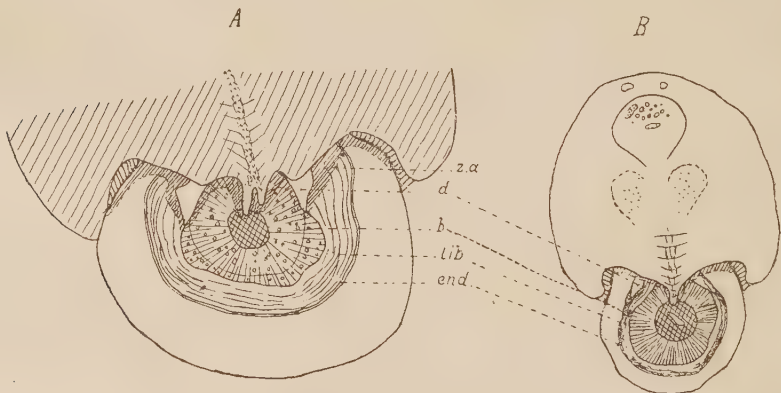


Fig. 40. — Suçoirs de *Lat. clandestina* sur Violette : *za*, zone altérée ; *d*, déchirure ; *end*, endoderme ; *lib*, liber ; *b*, bois. — A. Jeune racine. (Grossissement : 35 diamètres.) — B. Rhizome. (Grossissement : 15 diamètres.) Le suçoir est en voie de développement.

couronne ligneuse, et il a atteint la région centrale restée à l'état de parenchyme médullaire. La rareté des vaisseaux ligneux, leur petit calibre peuvent expliquer cette péné-

tration profonde ainsi que la division de la pointe en deux portions également pourvues de trachéides. De part et d'autre du cône, il y a eu large déchirure suivant l'assise génératrice libéro-ligneuse. Là encore, le suçoir n'a pas profité de cet espace libre ; mais il a fait sentir son action sur les tissus voisins ; il y a une altération visible sur toute la surface de décollement ligneuse ou libérienne. Les formations secondaires ont été évidemment arrêtées dans la zone d'influence ; elles ont continué leur développement dans la zone non attaquée.

Sur un rhizome relativement volumineux (fig. 40, B), le cône a encore atteint la région médullaire après avoir traversé la couronne ligneuse. Malgré cela, le suçoir est incomplet ; le noyau et la plaque de trachéides ne sont pas différenciés, les replis préhenseurs n'existent pas. Ou la sève est peu abondante, ou les vaisseaux ligneux sont trop peu nombreux pour fournir au suçoir les éléments qu'il recherche.

Rumex acetosa L. — La racine pivotante et les radicales sont quelquefois couvertes de suçoirs, et une même

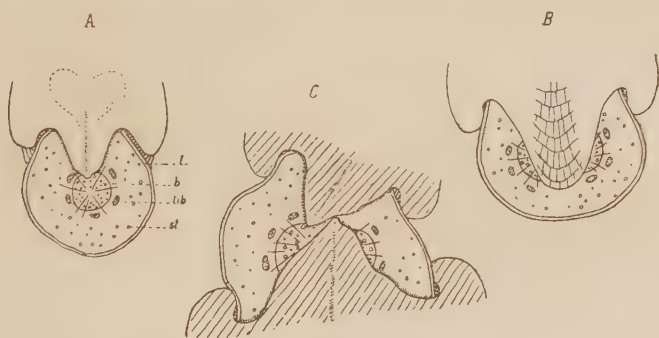


Fig. 41. — Suçoirs de *Lat. clandestina* sur radicelles de *Rumex acetosa* : *l*, liège ; *st*, stéréides ; *lib*, faisceaux libériens ; *b*, bois. (Grossissement : 11 diamètres.)

A. Suçoir normal.

B. Jeune suçoir qui a traversé le bois ; aucun trachéide ne s'est formé.

C. Deux cônes de pénétration développés en regard l'un de l'autre.

coupe peut en traverser deux (fig. 41, C). Le liège à parois minces n'est formé que de quelques assises ; le parenchyme cortical et libérien épais ne renferme que quelques fibres isolées, et le bois est pauvre également en éléments fibreux.

Tout cet ensemble est facilement perforé. Aussi, un cône de pénétration largement développé traverse-t-il parfois tout le cylindre central sans avoir pu achever sa différen-

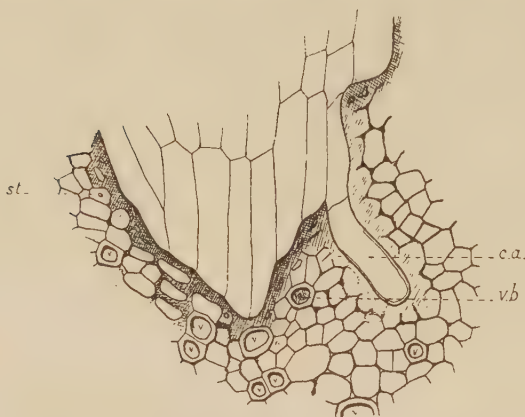


Fig. 42. — Cône de pénétration de *Lat. clandestina* dans une radicelle de *Rumex acetosa* : *v.*, vaisseaux du bois ; *vb*, un vaisseau rempli de substance brune ; *ca*, une cellule absorbante isolée du cône. (Grossissement : 200 diamètres.)

ciation (fig. 41, B.). Normalement il se met en rapport avec les vaisseaux ligneux sans rechercher le contact avec les îlots libériens (fig. 41, A). Quelquefois ses éléments terminaux se dissocient. La figure 42 montre la pointe d'un cône de pénétration au voi-

sinage d'un vaisseau ; une cellule latérale s'est séparée et semble se diriger vers un autre vaisseau. Ce n'est donc plus la forme massive considérée comme typique par Heinricher ; c'est déjà la forme ramifiée que cet auteur n'a observée que chez le *Lathræa squamaria*.
Hieracleum sphondylium L. — La grosse racine pivotante ne présente que des cicatrices ; les radicelles, qui en partent, portent des suçoirs bien développés. Le liège n'est formé que de trois à quatre assises ; le parenchyme cortical est épais ; il présente des canaux sécréteurs et quelques lacunes ; le liber primaire est isolé en îlots ; le liber secondaire est abondant. Tous ces tissus sont facilement digérés, et, sur les bords du suçoir, ils subissent les modifications habituelles sur une assez grande étendue. La pointe du suçoir pénètre profondément dans la région centrale constituée par quelques gros vaisseaux noyés dans un parenchyme cellulosique. Elle se met en contact avec un de ces vaisseaux suivant la règle générale. La figure 43 B montre le début de l'altération des parois vasculaires ; elles sont gonflées, ondulées intérieurement et se colorent plus faiblement

par les réactifs de la lignine. Le suçoir ne semble pas rechercher des tubes criblés ; il n'est pas gêné dans son dévelop-

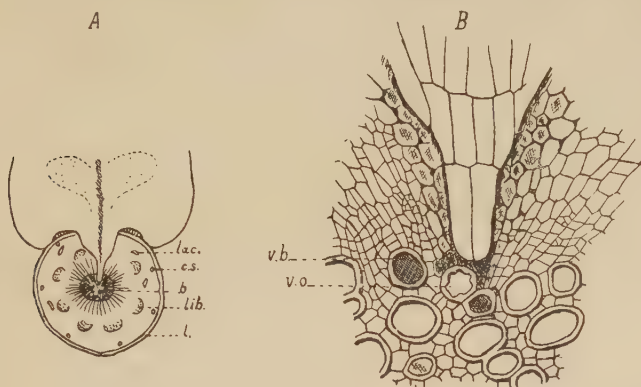


Fig. 43. — Suçoir de *Lat. clandestina* sur radicelle d'*Heracleum sphondylium*.

A. *lac.*, lacunes ; *cs.*, canal sécréteur ; *lib.*, faisceau libérien ; *b.*, bois ; *l.*, liège. (Grossissement : 15 diamètres.)

B. Extrémité du cône de pénétration en contact avec un vaisseau à parois ondulées, *vo* ; *cb*, vaisseau rempli de substance brune. (Grossissement : 180 diamètres.)

pement par les essences accumulées dans les canaux sécréteurs.

Taraxacum Dens-Leonis L. — Les observations faites sur l'espèce précédente peuvent s'appliquer à celle-ci. Sur la racine principale, les suçoirs ne sont qu'ébauchés et ne durent pas. Ils sont bien développés et normaux sur les radicelles, où ils atteignent le bois.

Ficaria ranunculoïdes Moench. — Les racines ordinaires comme les racines tuberculeuses peuvent être parasitées.

La figure 44, A, représente un suçoir fixé sur une racine ordinaire qui a conservé sa structure primaire. L'assise subéreuse, le parenchyme cortical, l'endoderme ont été digérés dans la région de pénétration. La pointe du suçoir a traversé un faisceau libérien et s'est mise en contact avec un gros vaisseau d'un faisceau ligneux opposé. La figure 44, B, montre l'altération du vaisseau atteint et du parenchyme voisin. Les deux cellules terminales entourent ce vaisseau et présentent les épaississements caractéristiques des trachéides en formation. Le suçoir, bien que normal, est récent ; les replis préhenseurs sont à peine ébauchés.

La figure 27 représente la coupe d'un jeune suçoir sur racine tuberculeuse. La pénétration était récente, car une seule assise du parenchyme voisin manifestait des traces de dégénérescence ; elle avait été rapide, quoique imparfaite, puisque le bois n'était pas atteint ; les papilles adhésives en-

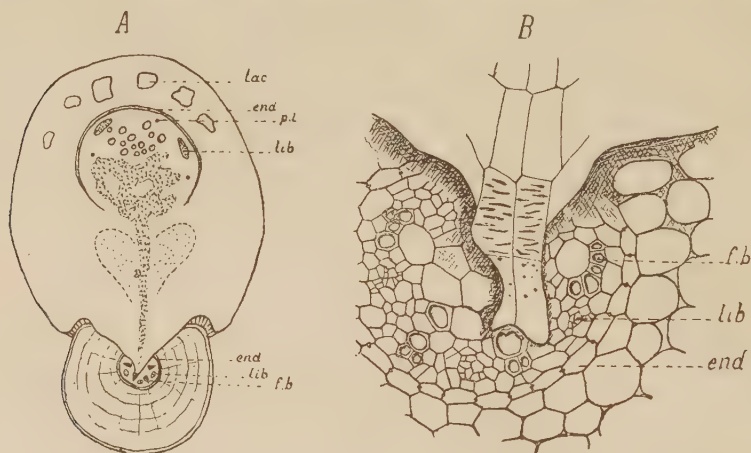


Fig. 44. — Suçoir de *Lat. clandestina* sur racine de Ficaire : *lac*, lacunes ; *end*, endoderme ; *lib*, faisceaux libériens ; *fb*, faisceaux ligneux ; *pl*, pôle ligneux.

A. Suçoir et racine hôte. (Grossissement : 27 diamètres.)

B. Extrémité du même suçoir. (Grossissement : 205 diamètres.)

tremêlées avec les poils absorbants de l'hôte étaient à peine lignifiées ; les replis préhenseurs n'existaient pas.

Arum maculatum L. — Fin avril, sur un tubercule d'*Arum* en voie de disparition au profit d'une pousse feuillée d'un développement déjà notable, j'ai observé plusieurs suçoirs. Tous étaient jeunes. L'un d'eux, sur une coupe transversale, montrait encore l'assise pilifère continue avec poils absorbants sur les côtés ; les papilles adhésives étaient bien développées ; le cône avait perforé une zone mortifiée et la dizaine d'assises cellulaires qui constituaient le liège. Son développement eût pu être rapide dans le parenchyme sous-jacent déjà désorganisé partiellement, et, sans pénétrer profondément, il eût atteint l'un des nombreux faisceaux libéro-ligneux noyés dans ce parenchyme. On est autorisé à penser qu'en une autre saison on pourrait rencontrer des suçoirs normaux sur tubercules d'*Arum*.

Graminées. — J'ai étudié des suçoirs *Lathræa clandestina*

fixés sur les racines et sur les tiges souterraines des Graminées.

Sur les tiges ils s'observent aux entre-nœuds comme sur les nœuds. La figure 45 représente la coupe transversale d'un suçoir dans la région d'un entre-nœud. A ce niveau, le rhizome comprend : une assise épidermique à parois externes légèrement lignifiées ; une ou deux assises de parenchyme cortical à membranes minces et cellulosiques ; un anneau scléreux à grands éléments où sont disposés les faisceaux libéro-ligneux suivant deux ou trois rangées concentriques, et une moelle abondante à membranes minces et cellulosiques avec un faisceau

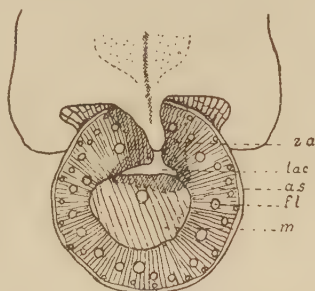


Fig. 45.—Suçoir de *Lat. clandestina* fixé sur un rhizome de Graminée : *za*, zone altérée ; *lac*, large déchirure ; *as*, anneau scléreux ; *fl*, faisceaux libéro-ligneux ; *m*, moelle. (Grossissement : 17 diamètres.)

libéro - ligneux presque central. Le suçoir est normalement développé avec papilles adhésives et replis préhenseurs ; il a dû digérer et traverser quelques-uns des nombreux faisceaux libéro-ligneux avec lesquels on pourrait le voir en communication sur une coupe non médiane.

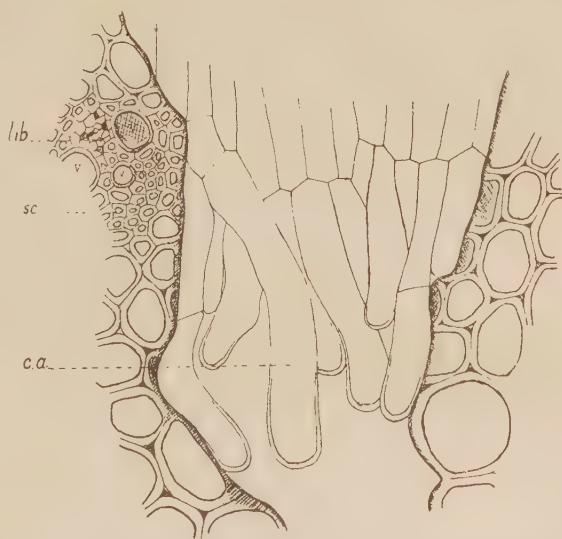


Fig. 46. — Extrémité du suçoir représenté figure 45 : *ca*, cellules absorbantes dissociées ; *lib*, tubes criblés dont quelques-uns sont remplis d'une substance noire ; *v*, vaisseaux ligneux ; *sc*, anneau de petites cellules entourant le faisceau libéro-ligneux. (Grossissement : 200 diamètres.)

Dans cette région médiane, il a provoqué une déchirure de l'anneau scléreux, qui s'est propagée jusqu'à la moelle, déterminant dans celle-ci une large lacune. La

déchirure est vraisemblablement le résultat d'une action mécanique ; il s'y ajoute également une action digestive,

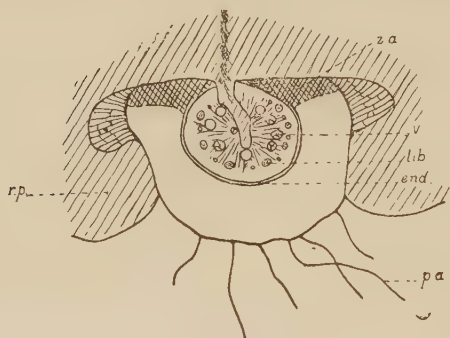


Fig. 47. — Suçoir de *Lat. clandestina* sur radicelle de Graminée : *za*, zone altérée ; *end*, endoderme ; *lib*, faisceaux libériens ; *v*, vaisseaux du bois avec thyllles ; *pa*, poils absorbants ; *rp*, replis préhenseurs. (Grossissement : 43 diamètres.)

car, sur toute son étendue, les parois cellulaires ont subi une modification. La pointe du suçoir (fig. 46) n'est plus formée d'éléments fortement associés ; les cellules terminales sont lâches et s'étalent librement dans la cavité ; sur les côtés elles sont encore accolées aux tissus de l'hôte, sur lesquelles elles exercent leur action dis-

solvante ; leur membrane est épaissie au sommet et partiellement lignifiée. Dans le voisinage du suçoir, les tubes criblés et certains vaisseaux ligneux sont remplis par une matière noire

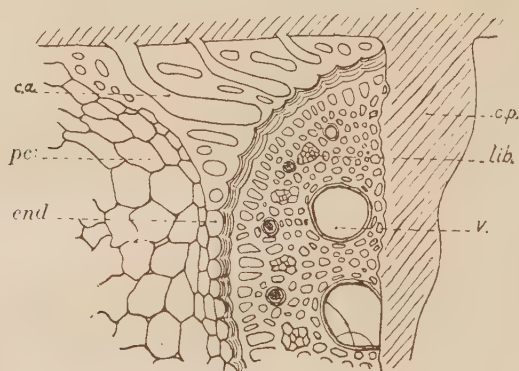


Fig. 48. — Extrémité du suçoir de *Lat. clandestina* fixé sur radicelle de Graminée : *cp*, cône de pénétration ; *ca*, cellules absorbantes qui se sont heurtées par leur extrémité à l'endoderme qu'elles ont déchiré et ouvert ; *pc*, parenchyme cortical ; *end*, endoderme ; *lib*, faisceaux libériens ; *v*, vaisseaux du bois avec thyllles, les plus externes remplis de substance brune. (Grossissement : 200 diamètres.)

qui s'étend sur une assez grande longueur au delà même du suçoir. Cette substance semble provenir d'une transformation de la callose. Elle ne se colore pas par le bleu d'aniline. Sur les thyllles des vaisseaux ligneux, on peut observer

tous les intermédiaires entre la non-coloration et la coloration intense.

Un suçoir fixé sur un nœud d'un rhizome présentait un cône bifurqué; les deux pointes étaient en relation avec deux faisceaux libéro-ligneux distincts.

La figure 47 représente un suçoir fixé sur une très petite racine encore pourvue de ses poils absorbants. La pénétration jusqu'à l'endoderme a été facile; mais la plupart des cellules absorbantes se sont heurtées contre l'anneau ligneux épais et résistant qui caractérise cet endoderme; quelques-unes seulement ont forcé ce passage; elles ont pénétré profondément dans le parenchyme ligneux du cylindre central et se sont mises en rapport avec quelques vaisseaux. Sous la pression du suçoir, les parois radiales de l'endoderme se sont déchirées, et des cellules de la zone absorbante, comme attirées par les vaisseaux centraux, appliquent leur extrémité contre l'anneau ligneux endodermique (fig. 48).

***Pterisaquilina* L.**

— Sur les rhizomes de cette Fougère, les suçoirs sont normaux. Suivant la règle générale, leur

cône de pénétration s'enfonce jusqu'à l'une des grandes stèles libéro-ligneuses du cercle externe ou du cercle interne (fig. 49). Il est légèrement étranglé à son entrée au niveau des cellules lignifiées périphériques; il s'élargit ensuite, traverse l'endoderme et, sans rechercher les tubes criblés, pénètre dans la partie ligneuse. La figure 50 montre en détail cette pénétration; un des vaisseaux a été ouvert, et quelques cellules du suçoir, se différenciant déjà en trachéides,

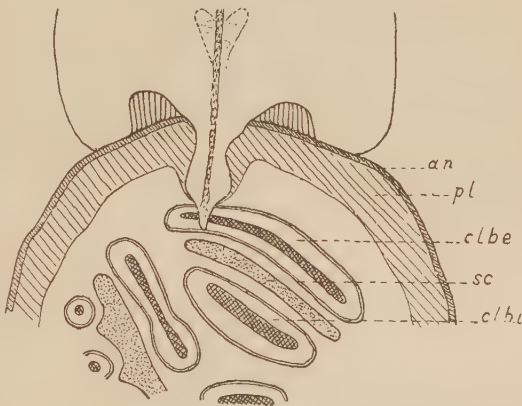


Fig. 49. — Suçoir de *Lat. clandestina* sur rhizome de *Pteris aquilina*: *an*, zone externe brune; *pl*, parenchyme cortical lignifié; *clbe*, cercle libéro-ligneux externe; *clbi*, cercle libéro-ligneux interne; *sc*, fibres de sclérenchyme. (Grossissement : 15 diamètres.)

s'y sont enfoncées ; les parois des vaisseaux voisins ont leurs parois gonflées sous l'action du parasite.

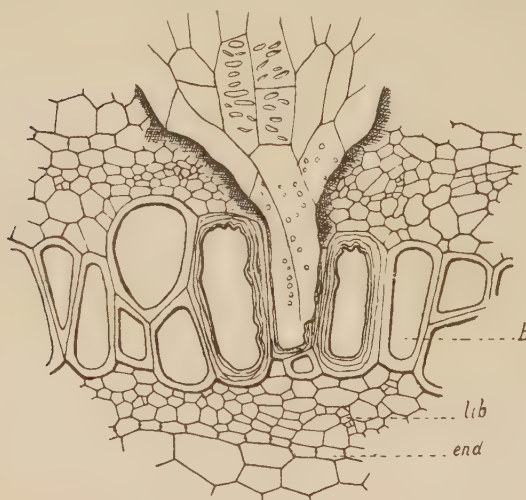


Fig. 50. — Pénétration d'un suçoir de *Lat. clandestina* dans un cercle libéro-ligneux de *Pteris aquilina* (Voir fig. 49) : *end*, endoderme ; *lib*, tubes criblés ; *b*, vaisseau ligneux. (Grossissement : 185 diamètres.)

***Lathræa clandestina* L.** — Des cas d'auto - parasitisme ont été signalés sur les racines et sur les graines ; ils n'ont pas été étudiés. J'ai rencontré fréquemment des suçoirs fixés sur racines ; j'en ai trouvé également sur des rhizomes, sur des écailles et sur d'autres suçoirs. C'est bien le moment de répéter qu'aucun organe

dans leur voisinage n'échappe à leur emprise.

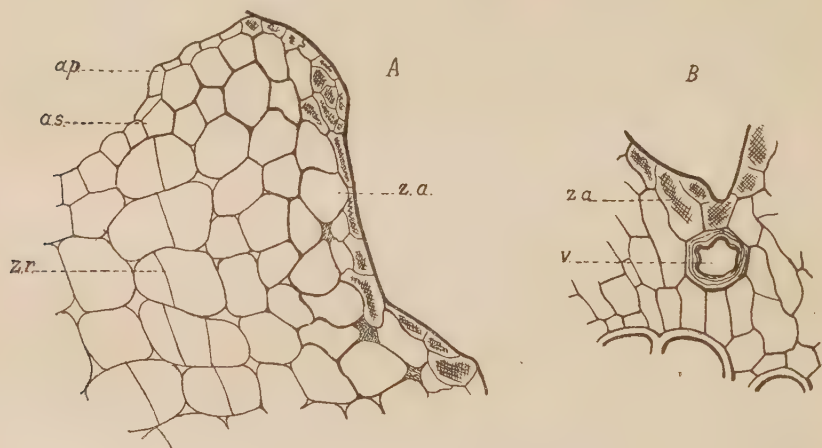


Fig. 51. — Pénétration d'un suçoir de *Lat. clandestina*, dans une racine de même espèce : *ap*, assise pilifère ; *as*, assise subéreuse ; *zr*, zone de régénération ; *za*, zone altérée ; *v*, vaisseaux ligneux. (Grossissement : 200 diamètres.)

A. Région corticale. — B. Cylindre central.

Sur les jeunes racines, le suçoir arrive facilement jusqu'au cylindre central. A son contact, l'endoderme perd ses carac-

tères; il semble s'ouvrir sous l'influence de cette pénétration. Le cône est fréquemment bifurqué. Les parois des vaisseaux ligneux se gonflent, sous l'influence du parasite (fig. 51, B), comme je l'ai déjà souvent signalé. Les parenchymes subissent les mêmes modifications que chez les autres plantes (fig. 51, A). Un suçoir normal parasitant un suçoir détaché enfonce sa pointe à la fois dans le noyau de trachéides et dans le cylindre central de la racine-mère.

La fixation sur les rhizomes est moins fréquente, parce qu'elle ne peut se faire que là où les écailles sont assez espacées pour laisser le rhizome à nu. Le suçoir peut être normal

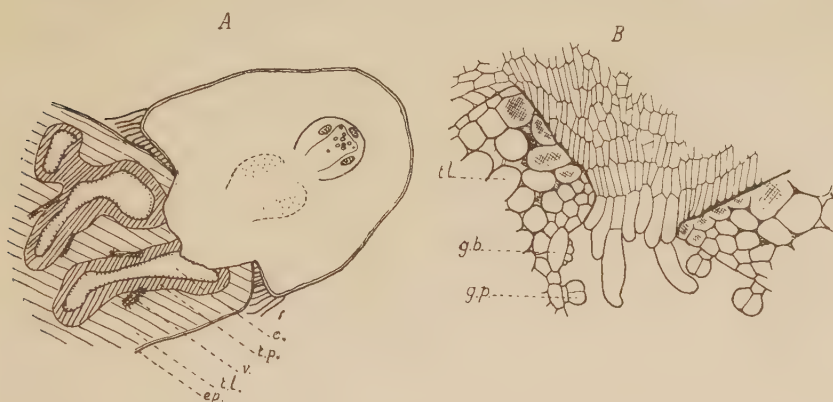


Fig. 52. — Jeune suçoir de *Lat. clandestina* fixé sur une écale de la même espèce : *c*, chambres ; *tp*, parenchyme à petites cellules ; *tl*, parenchyme lacuneux ; *ep*, épiderme ; *v*, vaisseaux ligneux ; *gp*, glandes pédicellées ; *gb*, glandes en bouclier.

A. Figure schématique. (Grossissement : 13 diamètres.)

B. Pénétration des cellules absorbantes dans une chambre. (Grossissement : 85 diamètres.)

comme dans la figure 13, ou présenter l'anomalie déjà décrite figure 25.

Sur les écailles, je n'ai rencontré que des suçoirs incomplets (fig. 52, A). Les papilles adhésives sont très développées, les replis préhenseurs n'existent pas, et les trachéides ne sont pas différenciés. Le cône de pénétration n'a pas une orientation bien définie ; il ne paraît pas subir l'influence des vaisseaux ligneux qui parcourent le parenchyme foliaire ; il semble plutôt attiré par le milieu liquide contenu dans les chambres ; il se divise, et chaque partie se dirige vers une chambre spéciale. Lorsqu'il pénètre dans l'une de

ces cavités, ses éléments se dissocient (fig. 52, B). Ils prennent l'aspect des poils d'un pinceau, comme je l'ai déjà indiqué sur les rhizomes de Graminées. Dans les deux cas, un milieu fluide a déterminé une structure identique. Sur l'épiderme, sur les cellules parenchymateuses, sur les cellules glandulaires, le suçoir produit une désorganisation graduelle, qui n'est jamais très étendue.

On pourrait multiplier les exemples ; de nouvelles fouilles révéleraient certainement l'existence des suçoirs sur de nouvelles plantes et de nouveaux organes. Les nombreux cas que j'ai observés et étudiés, les variétés de structure dans les organes-supports me semblent suffisants pour établir les caractéristiques du mode d'implantation.

Le mode d'implantation est déterminé principalement par la recherche d'éléments liquides. Le suçoir est attiré surtout par la sève brute contenue dans les vaisseaux du bois. Là où l'écorce est épaisse, là où les vaisseaux du bois sont éloignés de la surface, l'action attractive est faible, sinon nulle ; le cône de pénétration s'enfonce peu, parfois même il prend une autre direction. Ces cas sont toujours très rares, et le suçoir n'est jamais complet. Presque toujours le cône de pénétration se développe en direction centripète par rapport à l'hôte, s'enfonce dans le bois et entre en contact avec les vaisseaux ligneux ; il est à peine gêné par les fibres de sclérenchyme qu'il perfore ou qu'il contourne. Lorsque les vaisseaux sont nombreux et rapprochés, comme dans la plupart des racines ligneuses, il prend la forme massive à contours bien nets signalée par Heinricher. Mais, si les vaisseaux sont épars, la pointe du cône se divise, comme je l'ai observé sur les jeunes racines ligneuses d'*Acer*, les racines de Violette et les racines de *Lathræa* ; cette division n'est pas due à une difficulté locale de pénétration, mais à la rareté ou à l'espacement des vaisseaux conducteurs de sève. Parfois, même, ce sont quelques éléments cellulaires qui poursuivent leur développement isolément, voir la racine de *Rumex*. Si, n'ayant pas rencontré en quantité suffisante la sève qu'il recherche, le suçoir atteint une lacune, ses éléments se dissocient,

prennent l'aspect d'hyphes de Champignons signalé par Heinricher comme caractéristique du *Lathræa squamaria*. L'aspect dissocié apparaît même sur les coupes longitudinales des suçoirs fixés sur racines ligneuses (fig. 17) ; Heinricher avait lui-même figuré, un peu schématiquement il est vrai, l'une de ces coupes. M. Col, étudiant la fixation sur Vigne, trouvait au suçoir la forme massive signalée par Heinricher ; il concluait que le milieu n'avait pas modifié la forme du cône de pénétration. La racine de Vigne est ligneuse, et sa structure anatomique diffère peu de celle d'une racine de Saule. L'exemple choisi n'est pas probant. La structure de la masse perforante varie avec la structure du milieu envahi ; il y a adaptation à ce milieu ; la forme massive n'est pas un caractère constant.

Les tubes criblés, riches en sève élaborée, sont traversés par le suçoir sans paraître exercer sur lui une action attractive spéciale. Je n'ai jamais observé de rapports intimes entre quelques-uns de ses éléments et les tubes criblés voisins. Les connexions vasculaires entre vaisseaux de même nature observées par Peirce (63) chez les Cuscutacées se bornent, chez le *Lathræa clandestina*, aux vaisseaux où circule la sève brute et ne s'étendent pas aux vaisseaux conducteurs de sève élaborée.

Les matières nutritives abondantes dans la zone génératrice libéro-ligneuse sont également sans action sur le développement du suçoir. Je n'ai jamais remarqué une extension du cône dans cette zone, bien que des décollements eussent pu faciliter la pénétration.

L'implantation est le résultat d'une action digestive plus que d'une action mécanique. Le liège est comprimé latéralement, mais cette compression a été précédée d'une perforation. Les éléments à parois cellulodiques sont aplatis au voisinage du suçoir ; la diminution du contenu cellulaire est la cause première de cet aplatissement.

Cette action digestive déjà signalée par Heinricher sera mise en évidence mieux encore par l'étude de la nutrition du suçoir et de son action sur l'hôte.

V. NUTRITION DU SUÇOIR. — Les tissus de l'hôte, disparus pour faire place au cône de pénétration dans l'échancreure parfois très large déterminée par celui-ci, n'ont pu être qu'absorbés et assimilés. Les membranes, cellulosiques, subérifiées ou lignifiées, ont été plus ou moins rapidement, suivant leur nature, transformées, amollies, digérées, sous l'action de diastases produites par le parasite. Le suc cellulaire, modifié ou non, les matières protoplasmiques, vraisemblablement après transformation, ont été absorbés par le suçoir et ont contribué à son développement. A l'extrémité du cône, on voit fréquemment des cellules déformées, à peine reconnaissables et manifestement en voie de disparition (Voir fig. 35 B et 36 A). Les éléments figurés, matières de réserve ou produits d'excrétion, grains d'amidon, substances oléo-résineuses ou cristaux minéraux, disparaissent également sans qu'on puisse les reconnaître, ni dans les tissus du parasite, ni dans des régions plus éloignées de l'hôte où ils eussent été refoulés. Qu'ils aient été digérés par des diastases émises par le parasite, comme cela semble être le cas pour l'amidon, ou qu'ils aient été liquéfiés par quelque ferment provenant de la cellule même où ils étaient inclus, les produits de leur transformation ont été absorbés par le parasite et ont contribué à sa nutrition.

L'action du suçoir ne se borne pas à la destruction des éléments situés sur son parcours; s'il détruit, c'est pour mieux se fixer, pour mieux s'installer. Lorsque son développement est complet, il est en relation par quelques-unes de ses cellules terminales avec un ou plusieurs vaisseaux ligneux. La paroi des vaisseaux atteints, après un gonflement et un ramollissement dus à quelque diastase, s'amincit, disparaît même, et une cellule du suçoir s'introduit à l'intérieur (Voir fig. 36 B et 50). Que la paroi persiste ou qu'elle disparaisse, la sève contenue dans les vaisseaux de l'hôte filtre peu à peu vers le suçoir; une partie du courant circulant dans l'hôte est dérivée au profit du parasite. Par l'intermédiaire de son hôte, le parasite se procure l'eau et les sels dissous que toute racine puise dans le sol par ses poils absorbants. Les trachéides n'apparaissent générale-

ment que lorsque le contact avec le bois est assuré ; c'est que leur rôle commence à ce moment. La sève pompée, humée par le suçoir, est transmise par les trachéides au cylindre central de la racine-mère et distribuée dans tout le végétal par les vaisseaux ligneux.

Le courant de sève élaborée, qui circule dans les tubes criblés de l'hôte, ne semble pas intéresser le parasite. Cette matière fluide, riche en principes nutritifs, qui semble toute préparée et devoir constituer un aliment de choix, n'est pas recherchée ; elle est, tout au plus, modifiée à distance et absorbée partiellement de la même façon que les éléments du parenchyme voisin. Le fait que les tubes criblés et leur contenu présentent peu d'intérêt pour le parasite vient confirmer l'hypothèse soutenue par divers auteurs, et en particulier par Mirande dans ses recherches physiologiques sur les Cuscutacées : ce qui est élaboré par une plante ne l'est pas pour une autre ; avant de pénétrer dans une plante, tout élément organique est l'objet d'une transformation ; rien de ce qui a été préparé par l'une ne convient à l'autre ; sans faire choix de ses aliments, le parasite les transforme avant de les assimiler ; il y a, comme le dit fort bien Mirande, élaboration des éléments puisés dans l'hôte et synthèse des éléments propres au parasite. Nous trouverons plus loin confirmation de cette hypothèse ; pour le moment, je tiens à rappeler que le suçoir ne recherche pas les îlots libériens, qu'il n'y a pas continuité entre les tubes criblés de l'hôte et certains éléments spécialisés du suçoir, et qu'aucun courant de sève élaborée ne peut exister entre la racine attaquée et le parasite.

Après son implantation, le suçoir continue à exercer, par toute la surface de contact, une action digestive sur les éléments voisins. Cette action se manifeste par une modification des tissus, que j'ai signalée à propos de la fixation sur racine de Peuplier, et que j'aurais pu répéter dans tous les autres cas étudiés. Dans les parenchymes à parois cellulósiques, les cellules sont déformées au contact immédiat d'une zone jaune brun qui borde le suçoir ; cette matière brune imprègne les parois ondulées et épaissies des cellules

plus éloignées ; elle remplit les méats intercellulaires, et quelquefois le protoplasme intérieur prend la même coloration. Cette matière brune, amorphe, granuleuse, est une variété de lignine et non de la subérine. A. Fraysse (21) prétend que l'écorce de l'hôte ne subit pas de modification sensible. Il n'a dû voir que des suçoirs d'implantation récente et dans une écorce à pénétration facile. Dans quelques cas, j'ai observé en effet une faible extension de la zone brune ; elle existe toujours cependant. Le parenchyme ligneux, les fibres lignifiées conservent généralement leur structure, et au contact du suçoir la forme des éléments est encore reconnaissable ; mais leurs parois sont souvent gonflées, elles prennent une teinte plus pâle avec les colorants habituels de la lignine ; le contenu cellulaire est modifié comme dans les parenchymes cellulósiques. Les thylls des vaisseaux ligneux, le cal des tubes criblés sont souvent modifiés et prennent eux aussi une teinte noirâtre qui s'étend dans ces canaux assez loin de la région attaquée (fig. 46).

L'action à distance s'observe également au-dessous de la couche des papilles adhésives. Le liège ne subit pas de modifications apparentes, mais les cellules de l'assise subéro-phellodermique, quelquefois les cellules de l'assise sous-jacente sont modifiées ; comme dans les parenchymes cellulósiques, leurs parois sont épaissies et partiellement lignifiées (fig. 51 A). Cette modification ne peut être occasionnée que par les papilles adhésives ; au début, elles se comportent comme des cellules absorbantes ; elles émettent au dehors des agents de transformation qui peuvent faire sentir leur action même au travers d'un liège assez épais ; mais leur influence est de courte durée ; elles s'adaptent vite à la fonction fixatrice ; leur vitalité diminue, leurs parois se lignifient ; elles ne constituent plus que de solides crampons.

Les transformations au voisinage du suçoir ne peuvent-elles être considérées comme une réaction de l'hôte au parasite ? Au lieu d'être provoquées par ce dernier, ne constitueraient-elles pas un acte de défense contre l'invasion ? Cette hypothèse n'est pas admissible, car les modifications

que l'on observe sur les parties latérales sont les mêmes que celles qu'on aperçoit au sommet du cône en voie de pénétration. On ne peut admettre qu'une désorganisation cellulaire, qui facilite la pénétration au sommet, soit une réaction destinée à ralentir l'extension, en largeur. La transformation est d'autant plus profonde, elle s'étend d'autant plus loin que, toutes choses égales d'ailleurs, le suçoir est plus âgé; elle est fonction de la durée de ce dernier; elle peut donner une indication de l'âge, qui se trouve toujours confirmée par l'examen des couches ligneuses formées chez l'hôte après la fixation.

L'action à distance est produite par des liquides émis par le suçoir. Ces liquides, avec les diastases qu'ils renferment, filtrent dans les tissus voisins, en transforment les éléments; la matière brune que l'on observe est vraisemblablement un résidu d'une première et facile digestion, résidu qui lui-même pourra être plus tard détruit et absorbé. Ces liquides se répandent mieux encore dans le milieu aqueux que constituent les lacunes, les décollements ou les déchirures; tous les tissus bordant ces cavités sont atteints et modifiés (fig. 40 A et 45).

L'action digestive du suçoir est facile à suivre sur certains produits figurés et en particulier sur l'amidon.

Dans la plupart des racines ligneuses, comme celles du Peuplier, du Saule, du Chêne, du Pommier, du Poirier, etc., l'amidon est réparti en granulations assez abondantes dans le parenchyme cortical, dans le parenchyme libérien et dans les rayons médullaires. On le trouve également dans les tiges et racines de Lierre, dans les racines du *Rumex* et de l'Ortie, dans le parenchyme cortical de *Pteris*, où il prend la forme de bâtonnets. Partout où il existe, et quelle que soit sa forme, il disparaît complètement au voisinage immédiat du suçoir; la disparition est de moins en moins forte au fur et à mesure qu'on s'en éloigne. La zone de disparition totale ou partielle est plus étendue que la partie visible de l'action sur les cellules; elle peut atteindre une vingtaine d'assises dans l'écorce; elle est moins étendue dans la région ligneuse. Les gros grains d'amidon des racines, rhi-

zones et écailles de *Lathræa clandestina* semblent d'une digestion plus lente; dans ces organes, la zone de disparition totale n'est jamais bien grande. Chez un même hôte, l'étendue de la zone dépouillée de son amidon peut donner une indication de l'âge du suçoir.

L'amidon se transforme en substances solubles, qui, attirées par le suçoir, pénètrent dans le parasite. J'ai observé sur une racine de Berce, à côté de granules se colorant en bleu par l'iode, d'autres granulations prenant une teinte rougeâtre; ils étaient formés par une érythrodextrine qui avait été précipitée par l'alcool où la racine avait été conservée. L'érythrodextrine apparaissait comme un premier stade dans la transformation de l'amidon sous l'influence du parasite.

J'ai observé assez fréquemment, et particulièrement au contact immédiat des cônes de pénétration laissés par des suçoirs détachés, la présence assez abondante d'une matière bleuissant par l'iode. Dans cette région altérée sans vitalité propre, il est difficile d'envisager la transformation d'un sucre réducteur en amidon. Il est plus vraisemblable d'admettre que la matière, qui a bleui par l'iode, était une amylo-dextrine, ou amidon soluble, dont le courant vers le suçoir s'est trouvé arrêté par la mort de ce dernier. Le passage dans le parasite ne se ferait donc pas toujours sous la forme de sucre réducteur; la dégradation de la molécule-amidon n'irait pas au delà d'un des stades de la dextrine.

Quelle que soit la forme sous laquelle l'amidon pénètre, il constitue pour le parasite une source alimentaire importante et non négligée.

Peut-on prétendre, comme A. Fraysse (21), que le suçoir ne se développe que sur les organes renfermant de l'amidon, ou, tout au moins, qu'il manifeste une préférence marquée pour ces derniers? Beaucoup d'organes, à l'époque où je les ai observés, n'avaient pas, ou ne renfermaient que très peu d'amidon. Les racines de Noisetier, de Bouleau, d'*Acer*, n'en renfermaient pas dans leur écorce et n'en possédaient que quelques grains dans leurs rayons médullaires. Je n'ai pu en déceler aucune trace dans les racines de Chèvrefeuille,

dans les racines et rhizomes de Violette, dans les organes des Graminées. Dans les tubercules d'Arum, dans les racines tuberculeuses de Ficaire, l'amidon avait déjà disparu au profit des jeunes pousses feuillées. On pourrait objecter que, sur ces espèces, la formation des suçoirs est accidentelle, et que le *Lathræa clandestina* ne manifeste pas pour elles une préférence évidente. Si l'amidon est la substance particulièrement recherchée, comment expliquer que sur une racine d'Ortie un cône de pénétration, qui s'est enfoncé dans un secteur amylifère, change de direction pour entrer dans un secteur vasculaire très pauvre en amidon? Si l'amidon est l'aliment convoité, la pointe du suçoir, en pénétrant dans le bois, devrait rechercher surtout les rayons médullaires généralement amylifères; à maintes reprises, j'ai eu l'occasion d'observer le contraire. De même que le *Lathræa clandestina* ne manifeste aucune préférence quant à la nature où à la longévité d'un organe souterrain, de même il se fixe indifféremment sur des organes pourvus ou dépourvus d'amidon. Ce qu'il recherche avant tout et surtout, c'est la sève brute; mais il fait son profit des autres aliments placés à sa portée; il utilise, dans ce but, les propriétés digestives dont il a fait preuve pour pénétrer jusqu'au bois.

Les substances excrétées par l'hôte, ou dont le rôle comme matières de réserve est mal défini, telles que glucosides, tanin, matières oléo-résineuses, minéraux cristallisés, disparaissent dans la zone de pénétration. A aucun moment de l'évolution du suçoir, je n'ai pu en déceler dans ses tissus.

J'ai recherché la salicine dans les racines de Saule et les suçoirs qu'elles portent. Le traitement par l'acide sulfurique concentré est délicat et la détérioration des tissus est rapide. En traitant les coupes par l'eau de Javel fortement alcalinisée par de la soude, j'ai obtenu une coloration allant du jaune brun au rouge violacé dans les cellules corticales périphériques et dans les cellules du parenchyme libérien prolongeant les rayons médullaires. Je n'ai observé aucune coloration dans le suçoir. Au voisinage du cône de pénétration, les cellules de la racine de Saule pre-

naient la même coloration que les cellules éloignées. La salicine n'est donc pas digérée à distance par le parasite. Le suçoir ne renfermerait pas le ferment, émulsine, capable d'hydrolyser la salicine en glucose et saligénine. Th. Bondouy (3) a signalé la présence de l'émulsine dans le *Lathræa squamaria*. Je l'ai recherchée dans les rameaux de *Lathræa clandestina*. J'ai suivi exactement la technique indiquée par Bondouy. J'ai pulvé et fait macérer dans de l'eau distillée 300 grammes de rameaux écaillés bien débarrassés de la terre et des matières étrangères. J'ai fait agir le filtrat sur une solution d'amygdaline pendant quarante heures dans une étuve à 30°. Après distillation, je n'ai pu déceler la moindre trace d'acide cyanhydrique. Des rameaux de *Lathræa clandestina* pris en mars, au début de la floraison, ne renfermaient donc pas d'émulsine, et il n'est pas surprenant qu'à cette époque les suçoirs ne puissent agir sur la salicine du Saule.

J'ai recherché fin avril la franguline dans des racines de *Rhamus frangula* L. et dans les suçoirs qui y étaient fixés. J'ai obtenu une bonne localisation de ce glucoside en exposant les coupes à des vapeurs ammoniacales, suivant le dispositif indiqué par Goris (26). Au bout d'un quart d'heure, des cellules, éparses dans l'écorce, particulièrement nombreuses à la périphérie, et quelques cellules des rayons médullaires, prenaient une couleur rouge-brique. Je n'ai jamais obtenu la moindre coloration dans le suçoir. Dans la zone atteinte par le parasite, facile à distinguer par suite de la disparition de l'amidon, les cellules de l'hôte se coloraient d'une façon aussi intense que dans la zone, plus éloignée, où aucune action ne s'était fait sentir. Le suçoir ne produit pas la diastase susceptible d'hydrolyser la franguline; cet alcaloïde, comme la salicine, n'est pas utilisé par le parasite; ce n'est pas un aliment utilisé comme l'amidon.

Le tanin, abondant dans beaucoup de racines-hôtes, soit dans le liège, soit dans le parenchyme cortical ou dans le parenchyme ligneux, n'a jamais pu être décelé dans le suçoir. Dans la région de l'hôte altérée par le parasite, il se rencontre avec la même abondance que partout ailleurs.

Il n'est donc pas digéré à distance ; si dans la région de pénétration il a été absorbé, ce n'est qu'après modification, et cette modification n'a pu être déterminée par le parasite, elle n'a pu être produite que par l'hôte lui-même.

Le Lierre possède des canaux sécréteurs ; dans le rhizome, ils sont superposés aux faisceaux libéro-ligneux et se rencontrent également dans le tissu médullaire. Leurs cellules sécrétrices renferment des granules qui se teignent en rouge vif avec le soudan, et en noir avec l'acide osmique. Les granules sont légèrement altérés à distance par le suçoir (fig. 39) ; les cellules les plus voisines du cône, ou ne renferment plus de granules, ou les granules sont de taille réduite. Il est possible que cette modification ne soit pas due au suçoir ; les cellules sécrétrices sont altérées, leur vitalité est diminuée et leur fonction est certainement ralentie.

Les cristaux de sels calciques sont fréquents dans l'écorce des racines parasitées. Ils sont prismatiques dans le Pommier ; le plus souvent ils ont la forme de tête d'Oursin comme dans le Lierre, le Chèvrefeuille, la Bourdaine, le Noisetier, etc. Je n'ai rencontré aucun cristal ni dans le suçoir ni dans les racines, les rhizomes et les écailles de *Lathræa clandestina*. Dans l'hôte, au voisinage du suçoir, ils sont aussi abondants qu'ailleurs ; on en trouve fréquemment dans des cellules fortement désorganisées (fig. 39). Le parasite est incapable de les détruire et de les utiliser à son profit.

Tous les éléments de l'hôte ne se rencontrent donc pas indistinctement dans le parasite. Quoique intimement unis, hôte et parasite conservent leur individualité ; il y a élaboration de certains produits aux dépens de l'hôte par le parasite. C'était la conclusion de Mirande, c'est également la mienne. Le *Lathræa clandestina*, outre l'eau et les sels dissous, élabore le plasma cellulaire dont il tire des éléments azotés, les membranes cellulaires et l'amidon qui lui apportent des éléments hydrocarbonés ; il paraît incapable de digérer lui-même les glucosides, le tanin, les matières oléo-résineuses et les minéraux cristallisés.

Les suçoirs fixés sur des corps inertes ne peuvent rien extraire de leur support. En est-il de même des suçoirs fixés

sur des matières en décomposition et particulièrement sur des racines en voie de désorganisation? Le *Lathræa clandestina*, qui est manifestement un parasite, ne peut-il vivre partiellement en saprophyte?

La figure 53 représente la coupe transversale d'un suçoir fixé sur une racine morte. L'extérieur de cette racine était

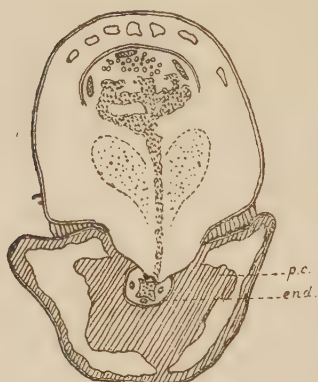


Fig. 53. — Suçoir de *Lat. clandestina* sur racine morte: *pc*, parenchyme cortical désorganisé; *end*, endoderme. (Grossissement: 15 diamètres.)

encore résistant; deux assises cellulaires à parois lignifiées et vides de tout contenu formaient la couche de résistance. Le parenchyme cortical était entièrement désorganisé, il présentait des déchirures telles que la partie centrale adhérait à peine aux assises périphériques. L'endoderme encore reconnaissable renfermait quelques grains d'amidon. Le parenchyme du cylindre central présentait des traces de dégénérescence; bois et liber avaient encore leur structure normale. Le suçoir était bien développé; il présentait une série de

trachéides allant jusqu'à l'extrémité du cône, jusqu'au contact avec la partie ligneuse de la racine-hôte. Les papilles adhésives étaient abondantes; elles assuraient à elles seules la fixation; aucun repli préhenseur ne s'était formé sur cette surface ondulée. Étant donné l'état de désorganisation avancée de la racine-hôte, il est difficile d'admettre que la mort ait été provoquée par le suçoir.

Dans un autre cas, sur une grosse racine ligneuse dont l'écorce et le liber se détachaient par lambeaux, une racine de *Lathræa* avait donné trois suçoirs parfaitement adhérents. L'un d'eux, en coupe transversale, ne montrait qu'une faible pénétration; il avait perforé le liège et s'enfonçait dans les tissus décomposés de l'écorce. La présence d'une assise pilifère continue avec poils absorbants latéraux, la formation de quelques trachéides dans le noyau seulement, attestaient la jeunesse du suçoir. Il eût pu, vraisemblablement, continuer

son évolution et atteindre la partie ligneuse. Il était trop jeune pour avoir provoqué la mort de cette grosse racine.

Sur une racine de Pommier, de 1. centimètre de diamètre, en décomposition, j'ai observé une racine de *Lathræa clandestina* qui rampait à sa surface ; elle s'était enfoncée, par endroits, au point de ne pouvoir être détachée qu'en enlevant par lambeaux l'écorce voisine. L'assise pilifère était continue, malgré la taille importante de cette racine (1 millimètre de diamètre), et donnait naissance à de nombreux poils absorbants. La racine émettait de fines radicelles qui s'enfonçaient à l'intérieur de l'hôte. Je n'ai pu observer qu'un seul suçoir en voie de formation ; les trachéides n'étaient pas différenciés, le tissu hyalin n'était pas distinct ; des poils absorbants recouvraient ce gonflement, ébauche d'un suçoir. Dans la masse en décomposition formée par la racine de Pommier, la racine de *Lathræa* avait pu pénétrer et exercer ses fonctions digestives par toute sa surface. La zone absorbante n'est donc pas toujours et forcément localisée au sommet d'un suçoir. Dans quelques cas, très exceptionnels, elle peut s'étendre à toute la surface de la racine.

Les observations que je viens de signaler montrent non seulement que des suçoirs peuvent se développer sur des organes morts, mais encore que, là où ils sont bien développés, ils puisent dans ces organes les liquides contenus dans les vaisseaux ligneux. Ils peuvent, par surcroît, activer la décomposition, digérer les membranes cellulaires comme sur les organes vivants, et se nourrir de leurs débris. Il n'y a pas saprophytisme vrai, car il n'y a nutrition qu'aux dépens d'éléments morts ayant encore conservé leur organisation générale, et non pas aux dépens de matières complètement désorganisées.

Que l'hôte soit vivant ou qu'il soit mort, la majeure partie des aliments qui y ont été puisés sont mis en réserve dans le suçoir. C'est à un dépôt de substances nutritives que le suçoir doit généralement la forme renflée qu'on lui connaît. Les éléments hydrocarbonés, sous une forme soluble, sont transportés dans les parties supérieures et latérales du suçoir ; subissant une transformation inverse, ils se déposent sous forme de grains d'amidon dans les grandes cellules poly-

édriques du tissu cortical externe. En coupe transversale, la région amylière dessine un fer à cheval, qui, s'appuyant sur le cylindre central, descend sur les côtés jusqu'au voisinage des replis préhenseurs. Outre l'amidon, l'iode décèle également de l'érythrodextrine dans le parenchyme, où sont noyés les trachéides du noyau et du sommet de la plaque. La présence de l'érythrodextrine dans ce tissu indique la voie suivie par les matières solubles qui reformeront l'amidon. L'amidon ne se rencontre pas dans les replis préhenseurs ; le rôle de ces derniers n'est donc pas d'augmenter la masse de réserve. Les suçoirs fixés sur corps inertes ne renferment pas d'amidon ; il en est de même lorsque les organes-supports ne sont pas amylières. Dans tous ces cas, on ne trouve quelques granulations amylières que dans le parenchyme appartenant à la racine formatrice. L'amidon du suçoir provient donc exclusivement de l'amidon contenu dans l'hôte. La cellulose des membranes digérées a pu donner naissance à des aliments hydrocarbonés ; mais ces aliments peu abondants ont été entraînés dans le reste du végétal ; on trouve en effet de l'érythrodextrine dans le noyau de trachéides, même lorsque l'hôte est dépourvu d'amidon.

Le tissu hyalin serait une réserve de matières albuminoïdes. Outre les gros noyaux avec nombreuses inclusions de matières protéiques, on peut observer, d'après Heinricher, la présence d'albumine par le trouble laiteux que provoque la chaleur. Ces matières albuminoïdes proviendraient des matières plasmatiques digérées, en particulier lors de la pénétration. Il est à remarquer, en effet, que le tissu hyalin se différencie de bonne heure ; on peut déjà le mettre en évidence alors que les trachéides ne sont pas encore individualisés.

Cette mise en réserve, dans la région médiane et supérieure exclusivement, s'explique par l'évolution dernière du suçoir qu'il me reste à examiner.

VI. RÉACTION DE L'HÔTE. — La plupart des organes parasités portent de nombreuses cicatrices laissées par d'anciens suçoirs. Tous les auteurs ont signalé ces cicatrices ; mais personne n'a insisté sur le mode de cicatrisation et sur ses

conséquences possibles quant à la vitalité de l'hôte.

Les cicatrices se rencontrent tant sur les racines ligneuses que sur les racines herbacées; on en observe sur le Peuplier, le Saule, l'Aune, le Chêne, etc., comme sur la Berce, le Pissenlit, la Violette, le Lierre, etc. Elles forment des taches allongées ou des cupules; leurs extrémités se prolongent quelquefois par une fente qui peut s'étendre sur 1 centimètre de longueur, comme je l'ai observé sur les racines de Pommier et de Poirier. Les papilles adhésives, les replis préhenseurs persistent quelque temps; ils forment, sur les bords de la cavité, des bourrelets qui disparaissent peu à peu. Le cône de pénétration noircit, se détache par fragments; son sommet désorganisé persiste longtemps et forme une sorte de bouchon protecteur qui recouvre la plaie pendant la cicatrisation; je n'ai jamais observé une mise à nu du bois de l'hôte.

Les racines de *Lathræa clandestina* sont souvent garnies de suçoirs libres de toute adhérence. Sur les grosses racines, ils font à peine saillie au dehors; ils se reconnaissent à leur surface sensiblement plane et généralement elliptique; ils se sont trouvés englobés par suite de l'accroissement en épaisseur de la racine. Sur les plus petites racines, ils ont conservé leur forme ovoïde. Les suçoirs ne tombent donc pas à proprement parler, ils se détachent de leur hôte.

Généralement la surface de séparation est sensiblement plane; quelquefois les replis préhenseurs sont encore visibles, et une sorte de gouttière indique l'ancienne surface d'adhérence; exceptionnellement, le suçoir est petit et ne présente qu'une tache brune plus ou moins allongée à son sommet. Dans ce dernier cas, comme je l'ai déjà dit, ce sont des suçoirs arrêtés dans leur développement; le contact avait été de faible durée; la séparation, due à une cause extérieure, s'était faite dès le début de la pénétration.

Ceci nous montre déjà que la durée fonctionnelle d'un suçoir peut être variable. Beaucoup d'observations relatives à la durée des suçoirs ont été signalées; elles se rapportent pour la plupart au *Lathræa squamaria*. Pour le *Lathræa clandestina*, Pitra pense que les suçoirs sont pluriannuels; Heinricher reproduit deux figures desquelles il ressort que, sur le Saule,

les suçoirs peuvent vivre pendant quatre ans. Les suçoirs peuvent rester adhérents pendant plusieurs années, mais leur durée est rarement aussi longue. D'abord la vie du suçoir est liée à celle de l'hôte. Sur un organe annuel, il se détache avant la disparition de cet organe. Dans quelques cas, le suçoir se détache avant d'avoir atteint le bois, soit qu'il y ait réaction précoce de l'hôte, soit, plutôt, en raison d'une nutrition insuffisante du parasite. Lorsque le suçoir est bien implanté et lorsqu'il a une structure normale, il peut ne persister que peu de temps par suite d'exfoliations répétées du liège de l'hôte ; sur le Bouleau, sur le Noisetier, l'exfoliation provoque un détachement précoce du suçoir. Le suçoir n'a donc pas une durée constante ; le détachement n'est pas saisonnier ; la durée varie avec la nature et la structure de l'hôte ; sur certains organes vivaces ligneux ou herbacés, le suçoir peut persister pendant plusieurs années.

A un moment donné, une zone de moindre résistance, indice d'une rupture prochaine, apparaît. Elle s'étend dans toute la largeur du suçoir parallèlement à la surface de l'hôte ; elle traverse le tissu cortical, la pointe du tissu hyalin, et la plaque de trachéides laissant généralement vers le support les replis préhenseurs, les papilles adhésives et le cône de pénétration. J'ai rencontré, sur une racine de Noisetier, un suçoir qui, extérieurement, ne présentait aucune trace de dégénérescence, et qui se brisa suivant cette zone dans toutes les coupes. Les cellules situées au-dessus de la zone de rupture perdent leur contenu ; les parois s'épaississent et prennent une teinte brune ; le vert d'iode et le carmin aluné leur communiquent une teinte bleu violacé ; le soudan ne les colore pas ; elles assurent la cicatrisation, non par subérification, mais par lignification partielle.

C'est d'ailleurs là le procédé général de cicatrisation chez le *Lathræa clandestina*. La coloration brune apparaît dans les tissus blessés des racines et des rhizomes ; elle apparaît également à la base des écailles avant leur chute. Il n'y a jamais formation de liège.

La ligne de séparation est mal définie. Lors de la rupture, la surface est rugueuse ; par la suite, elle devient plus lisse,

car les éléments en saillie disparaissent. La dégénérescence peut s'étendre assez loin au delà de cette ligne (fig. 54); elle est moins étendue dans la plaque de trachéides, dont les éléments plus résistants forment souvent une proéminence.

Remarquons que le détachement du suçoir n'a pas pour effet la perte des substances de réserve accumulées dans ses tissus; la zone, qui reste adhérente à l'hôte, n'en renfermait pas. Tout ce que le suçoir a pu élaborer aux dépens de l'hôte reste dans le parasite, sans qu'une émigration préalable soit nécessaire.

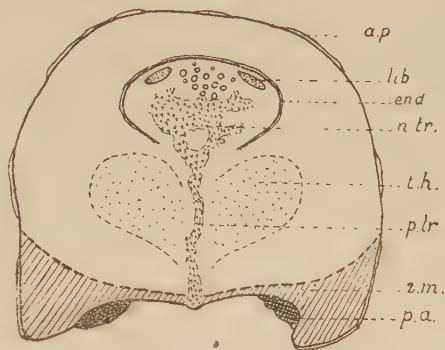


Fig. 54.— Suçoir de *Lat. clandestina* détaché d'une racine de Noisetier: *ap*, débris de l'assise pilifère; *ntr*, noyau de trachéides; *ptr*, plaque de trachéides; *th*, tissu hyalin; *zm*, zone morte imprégnée de substance brune; *pa*, débris des papilles adhésives. (Grossissement: 28 diamètres.)

Le détachement est-il provoqué par une réaction de l'hôte? Heinricher (32) a signalé la formation de thylles dans les vaisseaux du bois de l'hôte au voisinage du parasite. J'ai observé fréquemment la présence de ces thylles dans presque tous les organes parasités et quelquefois assez loin du cône de pénétration (fig. 48). Ils entravent la circulation de la sève recherchée par le parasite; ils maintiennent dans la racine-hôte des liquides puisés par elle et pour elle. Ce mode de protection n'a qu'une efficacité momentanée. La callose, qui constitue les thylles, est susceptible d'être attaquée et transformée à distance par des liquides émis par le suçoir; j'ai signalé cette modification dans les Graminées; dans d'autres plantes, on peut observer une matière brune remplissant certains vaisseaux comme certaines cellules du parenchyme ligneux.

Heinricher signale encore, dans le Saule, « une couche de périderme qui limite la partie atteinte par le parasite »; il ajoute: « On observe, spécialement autour des vieux cônes de pénétration, un processus de lignification, qui s'étend à toute

l'écorce du voisinage. » Cette réaction de l'hôte est très fréquente. Dans presque tous les organes examinés, j'ai vu une zone génératrice apparaître dans l'écorce et fournir non pas du bois, comme le prétend Heinricher, mais du liège ; on n'observe aucune coloration avec le vert d'iode, la phloroglucine et l'acide chlorhydrique ; par contre, la coloration par le soudan est toujours très nette. L'assise de régénération apparaît plus ou moins tôt ; elle est située plus ou moins loin du suçoir suivant les cas. Quand elle est complète, elle relie l'assise génératrice subéro-phellodermique à l'assise généra-

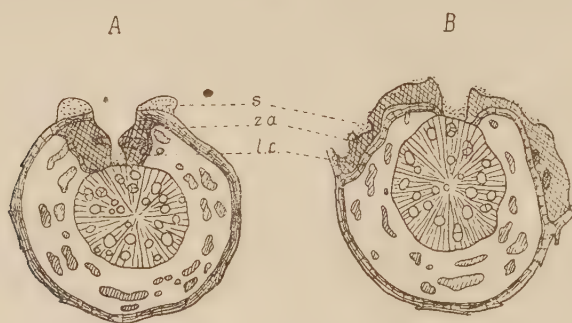


Fig. 55. — Cicatrices laissées par des suçoirs de *Lat. clandestina* sur des racines de Peuplier. (Grossissement : 20 diamètres) : *s*, débris du suçoir ; *za*, zone altérée ; *lc*, liège cicatriciel.

trice libéro-ligneuse traversant toute l'écorce et isolant tous les éléments atteints.

Dans le Peuplier, le liège cicatriciel formé dans une jeune racine (fig. 55) prend naissance sur le liège périphérique au delà des papilles adhésives, isolant une portion importante de l'écorce. Il englobe et rejette des faisceaux de sclérénchyme. L'assise génératrice qui lui a donné naissance régénère, par sa partie profonde, l'écorce détruite. Elle apparaît pendant l'activité du suçoir, comme le montre la figure 30 ; au début, elle prolonge l'assise génératrice subéro-phellodermique et s'infléchit vers le centre ; des cellules en voie de division présentent déjà des symptômes de désorganisation ; il est possible que cette première ébauche soit atteinte par le parasite et ne puisse achever son développement ; mais, par un procédé analogue, une nouvelle assise apparaîtra en un point plus éloigné.

Deux zones de régénération ont apparu successivement sur une jeune racine d'Orme (fig. 56). Le premier liège formé a essayé de barrer la route au suçoir ; ce dernier a peut-être été arrêté dans son développement, mais il a certainement continué à exercer son action au delà de cette barrière, et une seconde zone est apparue plus loin. Le suçoir n'a pas atteint le bois ; faut-il attribuer cette particularité aux deux lièges formés successivement ? Il est difficile de l'affirmer.

Il semble, en tout cas, que l'apparition du liège chez l'Orme soit très précoce ; la figure 35 C montre une couche de liège importante et continue isolant un cône de pénétration peu développé.

La coupe d'une cicatrice, observée sur une racine pivotante d'*Heraclium sphondylium* (fig. 57), montre également un liège continu autour d'un cône de pénétration faible. Le liège est peu épais, il n'a pu constituer un obstacle sérieux ; dans ce cas, la croissance a été certainement arrêtée par une autre cause.

C'est également pour une autre cause que le suçoir, qui a laissé une cicatrice sur une tige de Lierre (fig. 58), n'a pas con-

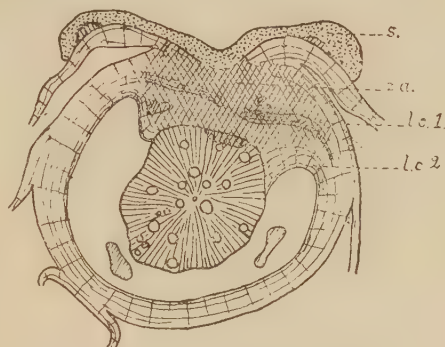


Fig. 56. — Cicatrice laissée par un suçoir de *Lat. clandestina* sur une jeune racine d'Orme : s, débris du suçoir ; za, zone altérée ; lc1, premier liège cicatriciel ; lc2, second liège cicatriciel. (Grossissement : 95 diamètres.)

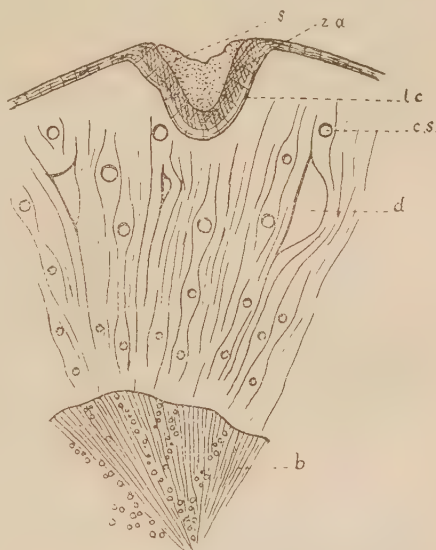


Fig. 57. — Cicatrice laissée par un suçoir de *Lat. clandestina*, sur une racine pivotante de Berce : s, débris du suçoir ; za, zone altérée ; lc, liège cicatriciel ; cs, canaux sécréteurs ; d, lacune ; b, bois. (Grossissement : 17 diamètres.)

tinué son développement. Le liège protecteur est épais; il lui a fallu un certain temps pour arriver à cet état; un suçoir vigoureux eût pu atteindre les faisceaux ligneux pendant ce temps.

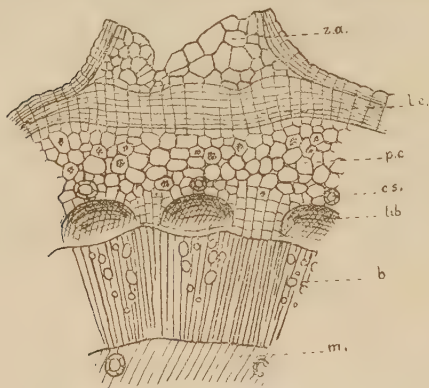


Fig. 58. — Coupe transversale d'une cicatrice laissée par un suçoir de *Lat. clandestina* sur une tige de Lierre : *za*, zone altérée; *lc*, liège cicatriciel; *pc*, parenchyme cortical avec cristaux d'oxalate de chaux; *cs*, canaux sécréteurs; *lib*, faisceaux libériens; *b*, faisceaux ligneux; *m*, moelle. (Grossissement : 40 diamètres.)

parasite s'est étendue très loin, vraisemblablement par suite des déchirures de l'écorce. La figure 59 montre à un plus fort grossissement le mécanisme de régénération; des cel-

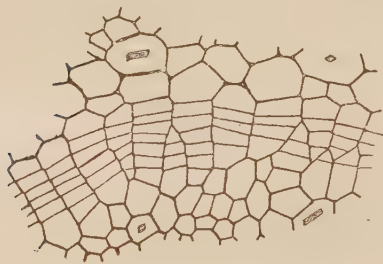


Fig. 59. — Zone de régénération dans une racine de Pommier (Voir fig. 37 A). (Grossissement : 180 diamètres.)

lules parenchymateuses s'allongent dans la direction du parasite; des cloisons transversales apparaissent; les plus externes, formées les premières, sont déjà subérifiées; les plus internes sont cellulósiques.

C'est par un mécanisme analogue que se fait la régénération sur les racines de *Lathræa clandestina* (fig. 51 A).

Dans ce cas, il n'y a jamais formation de liège; des cellules parenchymateuses se divisent, refoulent au dehors les tissus altérés et régénèrent la région détruite. J'ai observé le débris d'un suçoir sur racine de *Lathræa clandestina*; la pointe n'avait

pas atteint le bois, elle était entourée par une large zone de régénération sans trace de subérification; l'arrêt dans le développement du suçoir n'avait donc pu être causé par une réaction de l'hôte.

Chez les racines âgées, la protection ou la cicatrisation semble plus lente. C'est au moins le cas sur une racine d'*Acer* âgée de trois ans dont la figure 60 représente une coupe transversale. La fixation s'est faite pendant la seconde année. Le

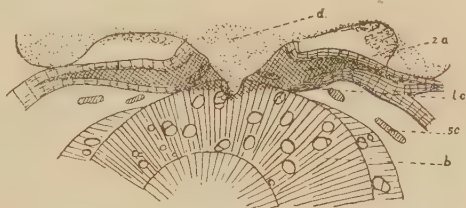


Fig. 60. — Débris d'un suçoir de *Lat. clandestina* sur racine d'*Acer* : *d*, débris du suçoir où l'on reconnaît encore les replis préhenseurs et les papilles adhésives ; *za*, zone altérée ; *lc*, liège cicatriciel ; *sc*, sclérenchyme ; *b*, bois, le bois de la 3^e année est peu épais, il ne s'en est pas formé au voisinage du cône de pénétration. (Grossissement : 11 diamètres.)

bois de la troisième année n'apparaît qu'assez loin du suçoir. Le liège cicatriciel est peu épais; la régénération a été tardive.

La coupe transversale d'une cicatrice sur racine âgée de Poirier (fig. 61) montre que la régénération n'a commencé qu'un an après l'introduction du suçoir; il a pu faire sentir

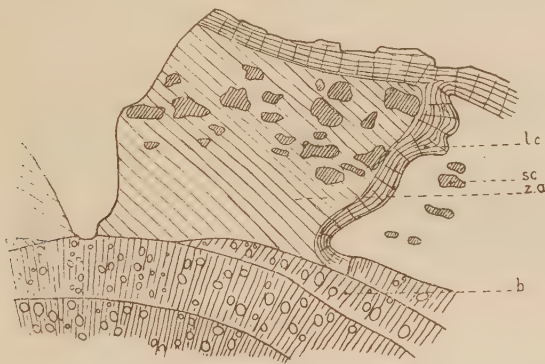


Fig. 61. — Coupe transversale d'une cicatrice laissée par un suçoir de *Lat. clandestina* sur racine de Poirier : *lc*, liège cicatriciel ; *za*, zone altérée ; *sc*, sclérenchyme ; *b*, bois; deux couches annuelles se sont formées après la pénétration du suçoir; le liège cicatriciel n'est apparu que la dernière année. (Grossissement : 15 diamètres.)

son action à une grande distance; il était peut-être déjà détaché lorsque le liège est apparu.

La nouvelle zone génératrice subéro-phellodermique refoule peu à peu vers l'extérieur les débris du suçoir et la région

altérée ; les bourrelets de liège s'affrontent et se soudent. La figure 62 montre le resserrement de la fente et l'accolement prochain des deux bourrelets. Dans la figure 63, représentant

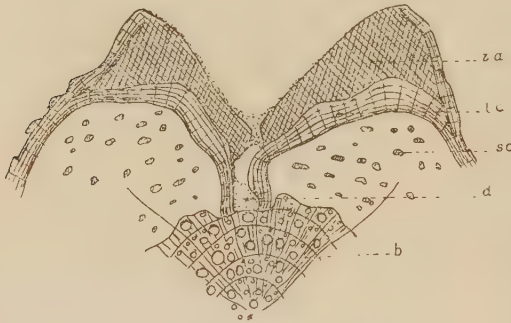


Fig. 62. — Coupe transversale d'une cicatrice laissée par un suçoir de *Lat. clandestina*, sur racine de Chêne : *d*, débris du suçoir ; *za*, zone altérée ; *lc*, liège cicatriciel ; *sc*, sclérenchyme ; *b*, couches ligneuses annuelles. (Grossissement : 13 diamètres.)

cependant une coupe dans la région médiane où l'accolement se réalise en dernier lieu, la couche de liège est continue ; elle a laissé dans la profondeur quelques débris du suçoir en contact avec le bois.

Seuls ces débris persisteront, recouverts bientôt par de nouvelles couches ligneuses, et il ne restera du suçoir qu'une petite masse noirâtre incluse dans le bois.

La régénération des tissus corticaux détruits est donc la règle générale. Elle est précédée le plus souvent d'une formation protectrice de nature subéreuse, et non ligneuse, qui constitue une cicatrisation.

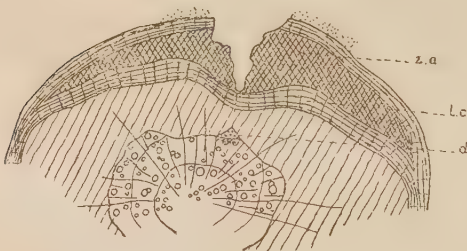


Fig. 63. — Coupe transversale et médiane d'une cicatrice laissée sur racine de Pommier par un suçoir de *Lat. clandestina* : *za*, zone altérée ; *lc*, liège cicatriciel ; *d*, débris du suçoir. (Grossissement : 25 diamètres.)

Le liège apparaît dès l'implantation du parasite dans certains cas, quelquefois beaucoup plus tard. Le liège peut-il être considéré comme une réaction de l'hôte au parasite ? Il

est difficile de l'affirmer. En tout cas, le liège ne constitue, comme les thylles des vaisseaux, qu'une protection insuffisante. Il peut être perforé par le suçoir comme le liège externe, et comme ce dernier il ne peut s'opposer à la diffusion des ferments dont l'activité désorganise les tissus.

L'hôte, s'il peut reconstituer les parties altérées et détruites, est donc à peu près sans défense contre le parasite.

Cependant les suçoirs disparaissent tôt ou tard. Est-ce par suite d'un épuisement de l'hôte? Le parasite tue-t-il? Exerce-t-il une action funeste sur les végétaux atteints?

Les observations sont nombreuses et les avis partagés en ce qui concerne le *Lathræa squamaria*. Sur le *Lathræa clandestina*, je ne connais que l'opinion de Heinricher et les remarques de Col et de Marsais.

Pour Heinricher, si les vieux arbres ou arbrisseaux, atteints par une riche colonie de *Lathræa*, ne succombent que lentement, les plus jeunes ne résistent pas à l'attaque d'un bourgeonnement puissant. Il appuie son opinion sur une observation faite au jardin botanique d'Innsbrück. De jeunes Saules, d'un diamètre de 11 à 12 centimètres, vraisemblablement plantés, et par conséquent dans une terre remuée, furent envahis par le parasite et moururent : Heinricher attribue cette mort au *Lathræa clandestina*. Si, affirme-t-il encore, on ne fait pas attention à la mort des arbres ou arbrisseaux causée par le parasite, c'est qu'ils sont dans un milieu boisé et qu'on ne peut se rendre compte de la cause de leur dépérissement.

M. Col (11-12) et P. Marsais (54, 55), dans leurs observations sur les vignobles de la Loire-Inférieure, ont constaté que les pieds atteints prennent l'aspect de Vignes phylloxérées. « Les ceps ne meurent que très lentement, mais fleurissent peu ; les bourgeons ont un retard de deux à quatre semaines, parce que le parasite reprend son activité printanière avant la Vigne. » Les dégâts causés avaient inquiété les viticulteurs. Les remèdes préconisés par Col et Marsais : arrachage du parasite, cessation des apports de terre provenant des fossés humides où croît le *Lathræa clandestina*, ont arrêté facilement l'invasion. En mai 1919, le maire de la commune de Vallet me signalait que la maladie avait disparu à peu près complètement.

Envisageant les autres plantes parasitées dans la même région, Col (12) écrit que les arbres les plus divers, Peupliers, Saules, Frênes, Aunes, etc., « ne paraissent pas souffrir ».

Pour ma part, je n'ai jamais constaté que les arbres et arbustes parasités fussent moins vigoureux que les arbres et

arbustes du voisinage. Dans les prairies, dans les vergers, dans les terrains incultes, là où les terres ne sont pas labourées, il m'a toujours été impossible de reconnaître, par l'aspect de la végétation arborescente, l'emplacement d'une colonie de *Lathræa clandestina*. La végétation herbacée, dans les prairies et les vergers, là où elle est abondante, m'a toujours fourni de bonnes indications ; mais, à l'encontre de ce qu'on pourrait supposer, la présence de *Lathræa clandestina* m'était signalée par une végétation luxuriante.

De toute évidence, le parasite emprunte à son hôte la majeure partie des aliments nécessaires à son développement. Il dérive à son profit une partie de la sève brute ; cette perte, pour l'hôte, ne peut-elle être compensée par une absorption plus grande ? L'eau ne fait jamais défaut dans les sols humides où croissent les *Lathræa*. La règle physiologique qui veut que la consommation règle l'absorption ne peut-elle s'appliquer ici ? Les racines parasitées puiseraient dans le milieu environnant à la fois l'eau qui leur est nécessaire et l'eau exigée par le parasite.

Le parasite détruit une partie des tissus de l'hôte ; il absorbe en particulier les réserves amylacées accumulées dans le voisinage. C'est une perte pour l'hôte, elle est réparable le plus souvent, et elle ne semble pas mettre sa vie en danger.

Heinricher fait remarquer que le bois, mis à nu par la mort du suçoir, peut se trouver attaqué par les agents atmosphériques. Je n'ai jamais observé une mise à nu du bois. Les débris du suçoir garnissent toujours et pendant longtemps les bords et le fond de la cicatrice ; les débris cellulaires, imprégnés de cette matière noire particulière aux *Lathræa*, jouent certainement à l'égard de l'hôte ce rôle protecteur signalé sur les organes des *Lathræa* eux-mêmes.

Le parasite tue-t-il son hôte par quelque sécrétion nocive ? Je n'ai jamais observé, et personne n'a signalé jusqu'ici une pareille action.

La vitalité de l'organe attaqué peut être diminuée momentanément, elle est rarement anéantie. La région perforée est toujours très limitée ; elle ne s'étend jamais sur une grande longueur, et en profondeur elle atteint rarement la région

axiale. Sur les grosses racines il n'est pas rare de rencontrer sur une même génératrice des cicatrices et des suçoirs bien vivants ; les suçoirs détachés n'ont pas épuisé beaucoup leur hôte, puisque, dans le voisinage immédiat, d'autres suçoirs trouvent encore leur alimentation. De petites racines attaquées simultanément par plusieurs suçoirs peuvent succomber. Tous les auteurs ont signalé des suçoirs fixés sur racines mortes, et j'en ai vu moi-même. Les suçoirs sont-ils toujours la cause de cette mort ? J'ai figuré ci-dessus de grosses et de petites racines dont la désorganisation était certainement antérieure à la fixation des suçoirs.

La végétation du *Lathræa clandestina*, dans les sols tassés et peu aérés où il se développe généralement, est faible. Il donne chaque année, outre ses organes floraux, quelques rameaux à entre-nœuds courts et à écailles imbriquées. Il n'exige vraisemblablement pas une nourriture abondante, et on comprend que les organes parasités souffrent peu de sa présence. Lorsque le sol est labouré périodiquement, le développement est beaucoup plus rapide. Dans un jardinet bordé de vieux troncs d'Ormes qui émettaient de place en place des rejets, j'ai observé des rameaux de *Lathræa clandestina* beaucoup plus vigoureux qu'ailleurs ; ils étaient épais ; les entre-nœuds étaient longs et les écailles larges. Une pareille végétation peut nuire plus gravement aux plantes nourricières. On conçoit que, dans un vignoble dont le sol est fréquemment remué, le *Lathræa clandestina* puisse occasionner, par suite d'une végétation très active, le dépérissement de certains ceps. La Vigne semble d'ailleurs moins résistante que les autres végétaux en raison de son faible système racinaire. Dans les dégâts signalés par Col et Marsais, il n'est point nécessaire de mettre en cause la pourriture provoquée par un excès d'humidité, comme le fait Marsais ; l'action du parasite peut suffire.

C'est probablement une végétation vigoureuse, provoquée par une terre remuée, qui a aussi déterminé la mort des Saules dans le jardin botanique d'Innsbrück.

A part ces cas exceptionnels, il n'apparaît point que le parasite fasse souffrir gravement les plantes hospitalières,

et le détachement du suçoir semble provenir plutôt d'une diminution dans la vitalité de ses éléments que d'un épuisement de l'hôte.

B. — *Lathræa squamaria*.

De nombreux savants français et surtout étrangers ont observé et décrit le suçoir de *Lathræa squamaria*. Je me contenterai de rappeler leurs conclusions, en y joignant mes observations personnelles et en insistant sur les similitudes et les dissemblances entre ce suçoir et celui de *Lathræa clandestina*.

I. ASPECT EXTÉRIEUR. — Bowman (4), qui, le premier, a signalé les suçoirs, les compare à de petits tubercules, bruns, semi-globulaires, pas plus larges qu'une petite tête d'épingle. C'est bien sous cet aspect que je les ai vus ; toutefois, ils sont blanchâtres quand ils sont jeunes, et ne prennent la teinte brune qu'en vieillissant, comme l'a remarqué Pitra (64). Leur taille peut atteindre celle d'un grain de Chênevis ; elle est généralement comprise entre celle d'un grain de Millet et celle d'une tête d'épingle, d'après Heinricher (30). Leur grosseur est en rapport avec celle de la racine-hôte. Les suçoirs sont donc moins volumineux que ceux de *Lathræa clandestina* ; ils sont aussi moins aplatis, moins allongés, plus globuleux ; leur grand axe est peu distinct, et, quand il est visible, il est orienté suivant l'axe de la racine-hôte. Ils sont quelquefois fusionnés, suivant Heinricher. Ils seraient latéraux et terminaux d'après Bowman, Kerner et Wettstein (69). Je n'en ai jamais rencontré à l'extrémité de la racine ; et, pour Heinricher, ils seraient toujours et exclusivement latéraux. Comme pour les suçoirs de *Lathræa clandestina*, des radicelles peuvent se développer à leur niveau.

II. STRUCTURE ANATOMIQUE. — Le suçoir comprend une partie externe et une partie interne qui s'enfonce jusqu'au bois de l'hôte, comme Bowman l'avait déjà vu et figuré.

Une coupe transversale et médiane (fig. 64) présente beaucoup d'analogie avec celle d'un suçoir de *Lathræa clandestina*.

On y remarque un noyau d'où part une file d'éléments vasculaires; au-dessous de ce noyau un tissu plus clair ou tissu hyalin, et un parenchyme extérieur abondant.

Le sommet du noyau appartient au cylindre central de la racine-mère; on y peut reconnaître les différents éléments de cette racine. L'endoderme coiffe le sommet et s'étend latéralement en perdant peu à peu ses caractères. Les trachéides, noyés dans un parenchyme, forment au centre une sorte de

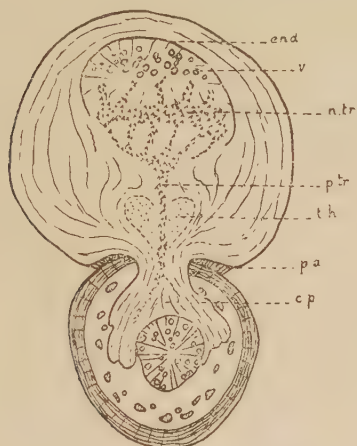


Fig. 64. — Suçoir de *Lat. squamaria* fixé sur jeune racine d'*Acer campestre*; *end*, endoderme; *v*, vaisseaux ligneux de la racine-mère; *ntr*, noyau de trachéides; *ptr*, plaque de trachéides; *th*, tissu hyalin; *pa*, papilles adhésives; *cp*, cône de pénétration bifurqué. (Grossissement : 25 diamètres.)

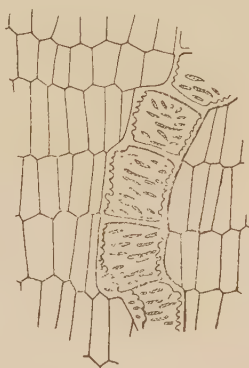


Fig. 65. — *Lat. squamaria*. Une file de trachéides avec le parenchyme voisin prise dans le cône de pénétration. (Grossissement : 140 diamètres.)

lame qui se met en relation, vers le haut, avec le système vasculaire de la racine et vers le bas avec la file de trachéides. Cette dernière ne mérite pas le nom de plaque de trachéides, car elle s'étend peu dans le plan médian du suçoir. Elle n'est en réalité formée que de deux ou trois rangées vasculaires.

Les trachéides (fig. 65) sont des éléments courts, élargis, à parois latérales fortement lignifiées et épaissies. Ils proviennent manifestement d'éléments semblables aux éléments voisins, dont ils ont conservé la longueur. Dans leur voisinage, je n'ai pas observé de tubes criblés, et aucun auteur n'en a signalé.

Le tissu hyalin est constitué par un parenchyme à parois

épaisses et dont les cellules se dissocient facilement (fig. 66). Heinricher a insisté sur cet épaississement et sur cette dissociation facile qu'il considère comme spécifique. En fait, ces

particularités ne se rencontrent pas chez le *Lathræa clandestina*.

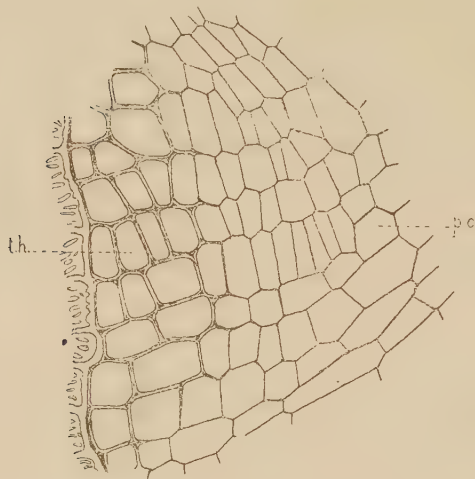


Fig. 66. — *Lat. squamaria*. Tissu hyalin en formation, *th*, avec parenchyme cortical, *pc*. (Grossissement : 185 diamètres.)

Dans le parenchyme cortical, on pourrait distinguer une zone profonde à éléments allongés parallèlement à la surface et une zone superficielle à grandes cellules isodiamétriques avec méats sans lacunes ; la délimitation de ces deux zones est toujours incertaine ; on passe insensiblement de l'une à l'autre.

Une assise subéreuse s'étend sur toute la surface. L'assise pilifère ne s'observe que sur les jeunes suçoirs ; elle se détache par lambeaux.

Je n'ai jamais observé de replis préhenseurs, quel que soit le diamètre des racines-hôtes. Heinricher, qui ne les admet qu'accidentellement dans les suçoirs de *Lathræa clandestina*, signale également leur absence chez *Lathræa squamaria* ; c'est ce qui donne à l'ensemble du suçoir une apparence moins aplatie.

L'adhérence est assurée par les papilles adhésives toujours présentes et semblables à celles de *Lathræa clandestina*.

La pénétration dans l'hôte se fait par un trou sensiblement circulaire et non par une large fente. Le suçoir s'enfonce jusqu'au bois ; il s'étale à sa surface, se dirigeant quelquefois d'un seul côté, se bifurquant parfois. Il émet de larges proéminences dans le parenchyme cortical et dans le parenchyme libérien. Nulle part je n'ai vu une pointe avec trachéides pareille à un coin s'enfonçant dans le bois de l'hôte, comme le

montre fréquemment le suçoir de *Lathræa clandestina*.

Une coupe tangentielle du suçoir (fig. 67 A) est sensiblement circulaire; le nombre des trachéides, réduit à deux ou trois, est plus restreint que chez *Lathræa clandestina*; la symétrie bilatérale est peu accusée.

Dans le cône de pénétration, la forme elliptique est plus manifeste (fig. 67 B); le nombre des trachéides est plus grand; la symétrie bilatérale est nette, et le plan de symétrie passe par l'axe de la racine-hôte. On observe des protubérances

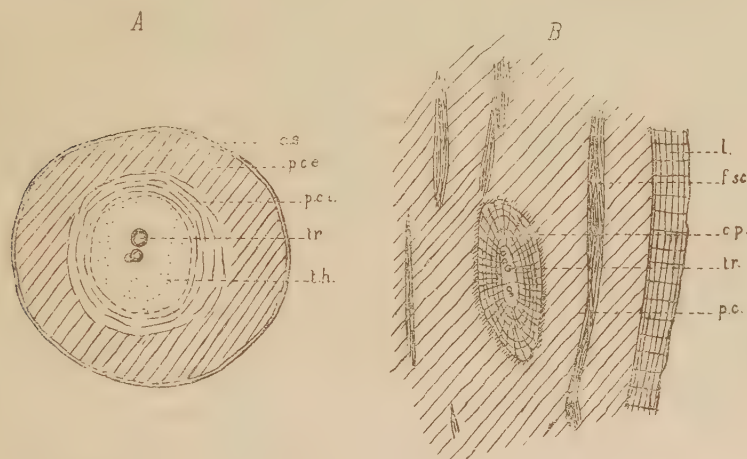


Fig. 67. — Coupe tangentielle d'un suçoir de *Lat. squamaria*.

(Grossissement : 22 diamètres.)

A. Au niveau du tissu hyalin : *as*, assise subéreuse; *pce*, parenchyme cortical externe; *pci*, parenchyme cortical interne; *th*, tissu hyalin; *tr*, trachéides.

B. Au niveau du cône de pénétration : *l*, liège; *pc*, parenchyme cortical; *fsc*, fibres de sclérenchyme; *cp*, cône de pénétration; *tr*, trachéides.

aux extrémités; elles sont le point de départ des ramifications qui s'étaleront dans le parenchyme voisin; elles ne sont pas déterminées par la présence de fibres ligneuses résistantes comme chez le *Lathræa clandestina*.

III. DÉVELOPPEMENT. — La première ébauche est un gonflement latéral de la racine recouvert de poils longs et nombreux qu'on peut distinguer à la loupe. Heinricher a figuré plusieurs stades du développement. C'est au parenchyme cortical que revient la part la plus importante; le noyau de trachéides provient seul du cylindre central. C'est ce que laisse deviner la figure 68; l'endoderme, ouvert, enserre par ses

côtés le noyau de trachéides, et laisse en dehors le tissu hyalin et la masse principale du suçoir ; l'assise pilifère est incomplète ; elle porte encore quelques poils. A l'extrémité, avec un plus fort grossissement

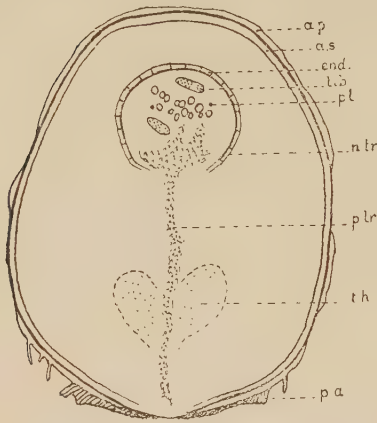


Fig. 68. — *Lat. squamaria*. Jeune suçoir qui s'est déjà trouvé en contact avec une racine-hôte : *ap*, assise pilifère en lambeaux ; *as*, assise subéreuse ; *end*, endoderme ; *lib*, faisceaux libériens ; *plr*, pôles ligneux ; *ntr*, noyau de trachéides ; *th*, tissu hyalin ; *pa*, papilles adhésives. (Grossissement : 70 diamètres.)

(fig. 69), on remarque les cellules absorbantes en petit nombre ; elles sont en relation par leur partie profonde avec les trachéides ; les poils adhésifs sont déjà couchés et aplatis. Cellules absorbantes et papilles adhésives ne forment qu'une seule et même assise ; elles ont une origine commune ; elles proviennent de l'assise pilifère, dont les éléments se sont adaptés à deux fonctions distinctes. Tout indique que ce suçoir

avait déjà été en contact avec une racine étrangère ; son évolution est avancée ; elle a été arrêtée vraisemblablement par suite de l'éloignement du support.

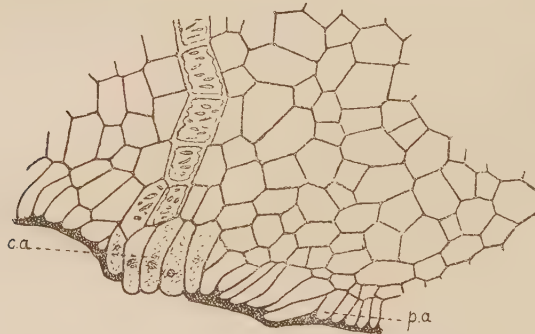


Fig. 69. — Extrémité du suçoir de la figure 68 : *ca*, cellules absorbantes ; *pa*, papilles adhésives. (Grossissement : 205 diamètres.)

D'après Massee (57), le développement est le résultat de quelque irritation apportée par le contact de l'hôte.

Comme celui de *Lathræa clandestina*, le suçoir se développe in-

différemment vis-à-vis d'un pôle ligneux ou d'un pôle libérien. Si sa symétrie bilatérale est peu manifeste, le suçoir ne peut être considéré cependant comme une radicelle en raison de son origine exogène, de l'absence d'orientation sur la racine-mère et de sa structure où l'on ne distingue ni vaisseaux ligneux proprement dits, ni tubes criblés.

IV. IMPLANTATION DANS L'HÔTE. — On a signalé la présence des suçoirs de *Lathræa squamaria* sur les plantes les plus diverses. Bowman (4) les a étudiés sur le Frêne. Massee (57) les a vus sur l'Orme, le Noisetier, le Hêtre et sur un buisson de Rhododendron. Heinricher (32) les a examinés sur l'Aune ; il les a vus sur le Pommier ; il cite, en outre, d'après divers auteurs, une dizaine de plantes parmi lesquelles se trouve le Lierre ; plus tard (37), il rencontre des suçoirs sur *Picea excelsa* ; il a vu des cas d'auto-parasitisme sur les racines. Montel (62) indique le *Lathræa squamaria* sur le Tilleul. Rouy (66) ajoute à la liste des plantes parasitées le Chêne et le Châtaignier. Divers auteurs affirment que le *Lathræa squamaria* attaque la Vigne et la détruit.

Je n'ai étudié les suçoirs que sur racine d'*Acer campestre*. La haie vive, au pied de laquelle croissait le *Lathræa squamaria*, dans l'unique station où je l'ai observé, renfermait de nombreux arbustes dont j'ai donné ailleurs la liste (9). Je suis persuadé qu'en fouillant longuement j'aurais trouvé des suçoirs sur toutes les racines.

Je n'ai trouvé, dans la littérature, aucune indication concernant les plantes herbacées. Ce n'est vraisemblablement qu'une lacune, qui peut s'expliquer par le fait que les racines de *Lathræa squamaria* et leurs suçoirs sont grêles et blanchâtres et se distinguent difficilement des racines herbacées.

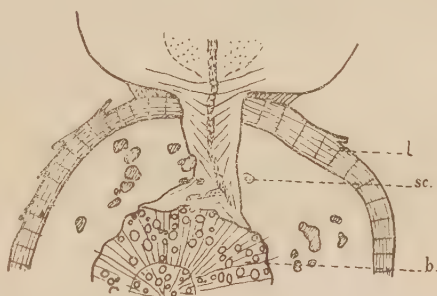


Fig. 70. — Suçoir de *Lat. squamaria* sur racine d'*Acer campestre* : l, liège ; sc, sclérenchyme dont un faisceau est encore inclus dans le cône de pénétration ; b, bois. (Grossissement : 25 diamètres.)

L'implantation est le résultat d'une action digestive. La digestion est rapide pour les parenchymes cellulositiques; elle



Fig. 71. — Sucoir de *Lat. squamaria* sur grosse racine d'*Acer campestre*: l, liège; sc, sclérenchyme; v, vaisseaux du bois avec thyllés; la coupe traverse un prolongement d'un sucoir voisin, s. (Grossissement: 15 diamètres.)

est plus lente pour les tissus lignifiés. Le sucoir est souvent dévié par des ilots de sclérenchyme; quelquefois des fibres lignifiées restent incluses dans le cône de pénétration (fig. 70 et 71). Heinricher a figuré des sucoirs arrêtés dans leur croissance par un anneau sclérenchymateux. Généralement

le sucoir pénètre jusqu'au bois; il entame peu les parties périphériques de l'écorce; en revanche, il s'étale largement dans le parenchyme libérien et dans les parties internes de l'écorce; il émet souvent, et dans toutes les directions, des ramifications parcourues par des files de trachéides et qui, au moins dans les petites racines à faible rayon de courbure, semblent se détacher du bois à leur extrémité (fig. 64).

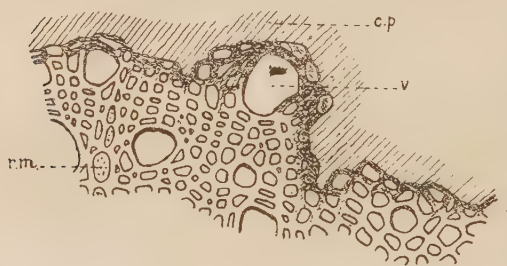


Fig. 72. — Surface du bois d'une racine d'*Acer campestre* corrodée par l'extrémité du cône de pénétration, cp, d'un sucoir de *Lat. squamaria*; rm, rayon médullaire; v, vaisseaux. (Grossissement: 205 diamètres.)

Heinricher insiste sur la forme dissociée de la pointe du cône de pénétration. Il décrit de longues cellules isolées qui s'enfoncent dans le bois, se dirigeant le plus souvent parallèlement

à l'assise génératrice libéro-ligneuse, et transpercent les vaisseaux. Il illustre sa description de nombreuses figures

et prévient le lecteur que ces cellules allongées et isolées peuvent se confondre avec les éléments avoisinants.

Je n'ai pas vu ces cellules perforantes. Ce que j'ai observé, c'est que le bois était corrodé, rongé sur toute la surface de contact (fig. 72). Les membranes lignifiées sont amincies au contact immédiat, détruites par places, et certains vaisseaux sont largement ouverts ; plus loin il y a seulement modification et gonflement des parois ligneuses, comme je l'ai signalé chez *Lathræa clandestina*.

Si je n'ai pas remarqué les éléments dissociés qui pénètrent dans le bois, j'ai observé une dissociation légère à l'extrémité des ramifications étalées dans le parenchyme libérien ; les éléments terminaux étaient peu serrés et se développaient en directions divergentes (fig. 73) ; ils rapelaient les éléments terminaux des cônes de pénétration de *Lathræa clandestina* s'enfonçant dans une lacune, ou s'étendant dans un parenchyme mou. On ne peut donc considérer la forme dissociée comme un caractère distinctif des deux espèces de *Lathræa* ; elle peut s'observer chez l'une et l'autre espèce. Tout au plus, peut-on dire que la tendance à la dissociation est plus marquée chez le *Lathræa squamaria*, et que dans cette dernière espèce les suçoirs peuvent émettre des prolongements isolés à l'intérieur du tissu ligneux de l'hôte, comme l'a vu Heinricher.

En résumé, chez *Lathræa squamaria*, le cône de pénétration n'a pas la forme en coin si fréquente chez le *Lathræa clandestina*. Je l'ai toujours vu s'étaler à la surface du bois et sur toutes les figures de Heinricher on peut faire la même constatation.

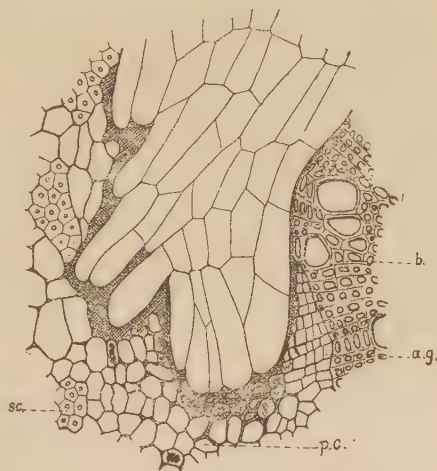


Fig. 73. — *Lat. squamaria*. Une extrémité d'un cône de pénétration dans une racine d'*Acer campestre*; elle s'étale dans les parenchymes libérien et cortical; *b*, bois; *ag*, assise génératrice libéro-ligneuse; *pc*, parenchyme cortical; *sc*, sclérenchyme. (Grossissement : 185 diamètres.)

On ne pourrait considérer cependant ce caractère comme typique qu'après examen de l'implantation du *Lathræa squamaria* sur un grand nombre d'hôtes.

V. NUTRITION. — Le suçoir détruit sur son passage tous les tissus qu'il rencontre et s'assimile les éléments de la décomposition. Tous les auteurs admettent une action diastasique ; des substances émises par les cellules absorbantes désorganiserait les tissus et rendraient absorbables et assimilables le contenu cellulaire et les membranes.

Sans rechercher les diastases agissantes, on peut observer, dans un parenchyme cellulosique, à la pointe d'un suçoir en voie de croissance, une matière jaune brun amorphe comme chez le *Lathræa clandestina*. Elle imprègne les parois des cellules voisines déjà déformées ; elle remplace quelquefois le contenu cellulaire ; elle se rencontre dans les méats élargis (fig. 73) ; elle fixe, quoique légèrement, les colorants de la lignine, dont elle n'est vraisemblablement qu'une variété. Les éléments ligneux subissent, mais plus lentement, la même désorganisation.

Après son implantation, le suçoir continue à se nourrir aux dépens de son hôte. Il puise la sève brute dans les vaisseaux du bois, soit par osmose lorsque le contact n'est pas immédiat, soit directement lorsque les vaisseaux sont ouverts ou perforés par les cellules qui s'enfoncent dans la profondeur.

Sur les côtés du cône de pénétration, l'altération des tissus de l'hôte est faible ; elle ne s'étend qu'à une ou deux assises cellulaires au plus.

L'amidon n'est pas digéré non plus sur une grande profondeur. Dans une grosse racine d'*Acer campestre*, il était abondant dans l'écorce externe et dans les rayons médullaires. Au voisinage du suçoir, il n'avait disparu que dans deux ou trois assises cellulaires ; partout ailleurs il s'était maintenu avec son abondance ordinaire. Les autres éléments figurés ne semblent pas altérés à distance ; dans la figure 73, on peut remarquer un cristal d'oxalate de chaux qui a conservé sa forme primitive non loin du suçoir. L'action à distance est donc beaucoup plus faible que chez *Lathræa clandestina*.

Les substances puisées dans l'hôte sont dirigées vers la partie supérieure du suçoir et de là dans toute la plante. La sève brute passe par les trachéides, dont le petit nombre, pour un même suçoir, semble indiquer qu'elle est puisée en moindre quantité que chez le *Lathræa clandestina*. Les autres aliments sont mis partiellement en réserve. J'ai récolté mes échantillons en mai; j'y ai toujours rencontré de petits grains d'amidon au sommet et sur les parties latérales du suçoir dans l'écorce externe. Heinricher signale l'absence d'une quantité importante d'amidon; il n'en a pas vu en mars, et très peu en avril et novembre; il a indiqué en revanche la présence de leucoplastes dans l'écorce externe. Dans les racines et rhizomes, la quantité d'amidon varie avec les périodes de végétation. Schnetzler (70) l'a vu fort abondant en avril et disparaître en mai. Dans le suçoir, elle doit varier également avec l'époque et, comme je l'ai montré chez *Lathræa clandestina*, avec son importance chez l'hôte au point attaqué.

Heinricher (32) a signalé, dans le tissu hyalin, des substances albumineuses, qui, vraisemblablement, constituent une matière de réserve.

Le *Lathræa squamaria* peut-ils'alimenter, au moins partiellement, en digérant des matières déjà en décomposition? Je n'ai vu aucun suçoir installé sur un organe mort, et je n'ai trouvé dans la littérature aucune indication de cette nature. Cependant, certains auteurs ont admis, *a priori*, une vie saprophytique. Masee (57) a décrit un rhizome écailleux, à demi enseveli dans une grosse racine morte d'Orme; il n'a remarqué aucune trace de racine ni de suçoir sur ce rhizome; il pense que le parasite peut se nourrir des matières en décomposition au moyen de ses écailles. C'est là une autre question que j'aurai à envisager plus loin.

Tout ce quel'on peut affirmer, c'est que le *Lathræa squamaria*, comme le *Lathræa clandestina*, se nourrit aux dépens de son hôte par les procédés déjà décrits; qu'il peut mettre en réserve, dans son suçoir, une partie des éléments puisés, avec cette différence qu'il paraît plus modeste en ses besoins.

VI. RÉACTION DE L'HÔTE. — *Durée du suçoir. Dégâts produits.* — Bowman (4) a signalé et figuré *some minute scars*, petites cicatrices sur les racines atteintes. J'ai vu des racines qui en paraissaient criblées, comme si elles avaient reçu autant de coups d'épingle.

Bowman a vu la partie atteinte entourée par une ligne colorée, et il ajoute : *probably a new layer of liber formed by the*

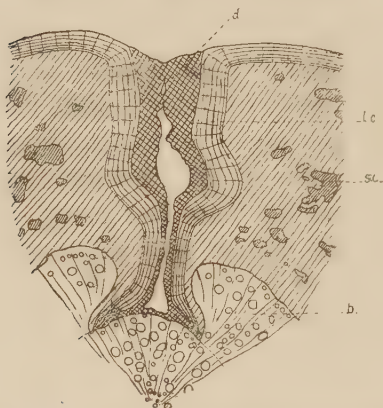


Fig. 74. — Cicatrice laissée par un suçoir de *Lat. squamaria* sur racine d'*Acer campestre*: *d*, débris du suçoir; *le*, liège cicatriciel; *sc*, sclérenchyme; *b*, bois dont une couche annuelle s'est formée après fixation du suçoir. (Grossissement : 17 diamètres.)

renovating power of Nature to check the progress of the morbid action. Une coupe transversale et médiane à travers une cicatrice (fig. 74) montre une couche de liège, et non de liber, en continuité avec le liège externe; elle isole les débris du suçoir et la zone altérée de la partie saine de l'hôte. Mais ce liège apparaît tardivement, il ne peut constituer une protection bien efficace; c'est plutôt une simple cicatrisation qu'une véritable réaction.

Bowman n'a pas signalé la présence de thylls dans les vaisseaux du bois au voisinage du suçoir; Heinricher l'a notée; elle est fréquente. C'est encore une réaction qui ne peut s'opposer aux progrès de l'action morbide, car souvent ces thylls sont transformés en une matière brune, amorphe, indice de leur digestion par le parasite.

La cicatrisation s'accompagne d'une régénération. La partie altérée et les débris du suçoir sont refoulés peu à peu vers l'extérieur. Les bourrelets cicatriciels s'affrontent au bout de peu de temps, car la fente est toujours étroite; la partie profonde du suçoir est isolée; elle persistera sous forme d'une masse brune bientôt recouverte par de nouvelles couches ligneuses.

Des coupes transversales, quelquefois très éloignées du point

de pénétration, montrent encore des traces du suçoir (fig. 71 et 75). Dans cette dernière figure, le liège cicatriciel s'étend fort loin de la masse centrale; il forme des îlots entourant des paquets de fibres sclérenchymateuses, sans qu'on puisse reconnaître, à leur intérieur, et avec certitude, des débris du suçoir.

Bowman pense que les suçoirs sont renouvelés annuellement. C'en est pas l'avis de Pitra; il en a vu qui avaient au moins deux ans d'après les couches ligneuses formées après la fixation. Kerner et Wettstein (43) disent que les organes de succion apparaissent au printemps et meurent quand le feuillage tombe. Sur la racine, dont la figure 74 représente la coupe, une nou-

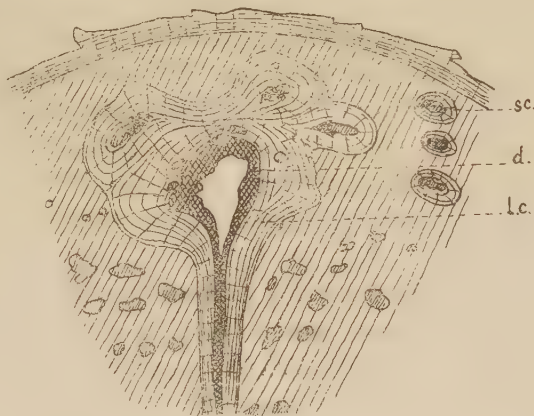


Fig. 75. — *Lat. squamaria*. Reste d'un suçoir fixé sur une grosse racine d'*Acer campestre*. (Grossissement : 17 diamètres.) Cette coupe, qui ne passe pas par le point de pénétration du suçoir et qui ne s'étend pas jusqu'à la région ligneuse, montre par le liège cicatriciel, *lc*, les nombreuses digitations émises par le suçoir dans la zone corticale; *d*, débris du suçoir laissant des traces autour de certains faisceaux de sclérenchyme, *sc*.

velle couche ligneuse s'était formée après l'implantation; mais il s'agit d'une cicatrice laissée par un suçoir détaché; il est donc difficile de fixer la durée d'action. La forme de la nouvelle couche ligneuse entourant la pointe du suçoir nous montre encore que l'action du parasite n'a eu qu'une faible extension. Les suçoirs ne tombent pas à des époques déterminées; leur durée est très variable comme celle des suçoirs de *Lathræa clandestina*. La chute ne résulte pas d'une réaction de l'hôte; elle n'est pas due non plus à la mort de celui-ci; elle résulte vraisemblablement de conditions très variables de la nutrition.

Heinricher pense que le *Lathræa squamaria* a une action nuisible sur l'Aune qui lui sert d'hôte. Il rappelle que Massee a

déterrée une souche qui pesait plus de 6 livres, et il suppose que la taille importante du parasite et les milliers de suçoirs produits le rendent plus nuisible qu'on ne serait tenté de le croire. Toutefois il reconnaît que le *Lathræa squamaria* serait moins dangereux que le *Lathræa clandestina*. A différentes reprises, dans le canton de Zurich, on a signalé les dégâts produits sur la Vigne par le *Lathræa squamaria*; dans cette région, les paysans lui avaient donné le nom de « böse Blüthe ». Viala (77) rapporte les observations de V. Pérusset sur le vignoble genevois, où la mauvaise fleur aurait apparu. Le Dr H. Faes (19) a vu des Vignes atteintes sur les bords du lac de Bienné à Neuveville; pour lui les ceps atteints forment des taches rappelant l'aspect des cuvettes phylloxériques; les Vignes souffrent sérieusement et ne donnent que de faibles pousses.

Là où j'ai observé le *Lathræa squamaria*, les arbustes atteints ne se distinguaient en rien des arbustes voisins. Les dégâts ne doivent être notables que dans les cultures, dans les sols labourés et aérés. Dans les terres incultes, la végétation du *Lathræa squamaria* est trop lente pour nuire sensiblement aux plantes voisines; on n'a rien à redouter de sa présence dans les prairies naturelles ou dans les taillis. Lorsqu'il a été accidentellement transporté dans un terrain cultivé, son développement est plus rapide, et il peut provoquer un affaiblissement de son hôte; mais on peut lutter efficacement en arrachant soigneusement à chaque labour les rameaux mis à nu et en procédant à des sarclages fréquents. Il n'est point nécessaire d'avoir recours à la chaux ou au sulfure de carbone, comme on l'a fait; la réputation de « mauvaise fleur » est certes exagérée. Les graines à évolution lente, les petits fragments qui persistent à l'arrachage ne sont guère redoutables.

C. — Conclusions.

Les suçoirs sont des renflements latéraux des racines; relativement gros et jaunâtres chez *Lathræa clandestina*, ils sont plus petits et blanchâtres chez *Lathræa squamaria*.

Ils s'enfoncent dans l'écorce de l'hôte et pénètrent normalement jusqu'au bois.

L'adhérence est assurée par des papilles, productions de l'assise pilifère adaptées au rôle fixateur ; elle est généralement renforcée par la formation de replis préhenseurs chez *Lathræa clandestina*.

Le cône de pénétration provoque une large échancrure ; il se termine généralement en pointe et exceptionnellement prend la forme en pinceau chez *Lathræa clandestina* ; il pénètre par un trou presque circulaire, s'élargit, se ramifie dans la profondeur, et ses derniers éléments se dissocient plus ou moins chez *Lathræa squamaria*.

Les organes conducteurs sont constitués uniquement par des trachéides disposés dans un plan qui détermine le plan de symétrie de l'organe et qui passe généralement par l'axe de la racine-hôte ; ils vont du sommet du cône jusqu'aux vaisseaux de la racine-mère. Il n'y a pas de tubes criblés.

Une zone claire entourant les trachéides occupe le centre du parenchyme.

Le développement est provoqué par le contact d'un corps étranger ; il n'est pas dû à l'action inhibitrice d'un organe vivant. La zone irritable est limitée à la région pilifère.

Les suçoirs ont une origine exogène. Ils sont le résultat d'un gonflement du tissu cortical de la racine-mère, suivi d'un faible développement du cylindre central. Ils n'ont pas d'orientation définie sur la racine-mère. A aucun moment de leur développement, ils ne présentent un tissu comparable à une coiffe. Ce ne sont pas des racines modifiées.

Ils peuvent se fixer sur tous les organes souterrains et vivants des végétaux vasculaires, quelquefois sur des organes morts et même sur des corps inertes.

Leur implantation se fait par digestion des tissus traversés.

Chez le *Lathræa clandestina*, ils recherchent particulièrement les vaisseaux conducteurs de sève brute qu'ils perforent ou avec lesquels ils se mettent en contact ; ils ne paraissent pas attirés par les tubes criblés ou le parenchyme libérien. Chez le *Lathræa squamaria*, tout en recherchant la sève brute, ils se développent plus largement dans le parenchyme libérien et

cortical, sans marquer une préférence spéciale pour les tubes criblés.

Les suçoirs puisent dans l'hôte et fournissent au parasite tous les éléments constitutifs de ce dernier. L'alimentation en eau et en sels minéraux est assurée par la sève brute dérivée de l'hôte. Les matières azotées et hydrocarbonées sont fournies, en partie, par les tissus de l'hôte détruits lors de la pénétration. Après fixation, les suçoirs continuent à exercer une action digestive sur les tissus voisins ; ils digèrent et absorbent partiellement les contenus cellulaires et les membranes ; ils solubilisent et absorbent particulièrement l'amidon, qui peut se rencontrer dans la zone d'action. Ils ne recherchent cependant pas les organes riches en amidon ou les régions particulièrement amylofères de ces organes ; mais ils trouvent toujours, dans les uns ou les autres des nombreux organes attaqués, l'amidon que des végétaux souterrains et sans chlorophylle, comme les *Lathræa*, ne peuvent élaborer aux dépens du gaz carbonique de l'air. Les glucosides, les produits de sécrétion ou d'excrétion, sans nuire à leur développement, ne sont pas altérés dans la zone d'action. Cette zone est très étendue chez le *Lathræa clandestina* ; elle est plus restreinte chez le *Lathræa squamaria*.

Les suçoirs se détachent au bout d'un temps variable ; ils peuvent durer plusieurs années.

Les réactions de l'hôte, formation de thylls dans les vaisseaux, apparition de liège dans l'écorce, sont peu efficaces.

Le détachement du suçoir est causé par la diminution de vitalité de ses propres tissus, plutôt que par une réaction de l'hôte ou par la mort de l'organe attaqué.

Il y a toujours formation d'une assise de régénération, qui isole la partie atteinte de la partie saine ; c'est elle qui fournit le liège cicatriciel ; par sa partie profonde, elle régénère les tissus détruits.

Dans les conditions normales, le développement lent du parasite n'altère pas sensiblement la vitalité des plantes hospitalières, qui, généralement, sont des végétaux de haute taille à système racinaire abondant. Dans des conditions spéciales, certains végétaux attaqués peuvent dépérir.

CHAPITRE IV

LES ÉCAILLES ET LEURS FONCTIONS

I. HISTORIQUE. — L'étude des écailles a fait l'objet de nombreux travaux.

Meyen (59-60) décrit les cavités sinueuses chez le *Lathræa squamaria* et les glandes pédicellées qui les tapissent ; il note une sécrétion de carbonate de chaux.

Bowman (4) cherche, par exposition à la lumière, à développer la matière verte dans les écailles de *Lathræa squamaria* ; il ne réussit pas. Il montre la communication des chambres avec l'extérieur ; il décrit les glandes pédicellées, qu'il considère comme des organes absorbants ; il n'observe aucun pore dans l'épiderme.

Pour Duchartre (17), les chambres de *Lathræa clandestina*, au nombre de dix-sept à dix-neuf, ne sont pas en communication avec l'extérieur. L'épiderme porte des stomates dont il suit le développement. Dans le parenchyme il distingue : une partie externe à grandes cellules, nombreuses lacunes, et nombreux grains d'amidon ; un tissu jaune à éléments plus petits formant les parois des chambres. Pour lui, comme pour Bowman, les chambres renferment de l'air. Il assimile les glandes pédicellées à des stomates servant aux échanges gazeux. Il signale et décrit les glandes en bouchier.

Stenzel (74) recherche vainement les sécrétions calcaires chez *Lathræa squamaria*. Il observe et note la communication des chambres avec l'extérieur. Il s'étend longuement sur le développement de la feuille ; il montre que les cavités ne sont pas le résultat d'une destruction, qu'elles sont déterminées par un reploiement de toute la face supérieure, que la face inférieure est représentée par la surface interne du vestibule et

des chambres; le bord libre n'est pas le bord vrai de la feuille; celui-ci est formé par le bord de la lamelle qui recouvre le vestibule.

Krause (44), dans son étude de *Lathræa squamaria*, signale la présence de stomates en relief sur l'épiderme des feuilles; il en fixe le nombre par unité de surface et affirme les avoir vus toujours ouverts. Pour lui, les chambres sont en nombre impair; les derniers vaisseaux s'évanouissent dans la couche de petites cellules. Il décrit les glandes en bouclier, signale la présence de carbonate de chaux et affirme que cette plante n'est pas insectivore.

Gilburt (23), toujours chez *Lathræa squamaria*, décrit les deux espèces de glandes et considère les glandes pédicellées comme sécrétrices et absorbantes.

Schnetzler (70), dans une courte communication, tient à signaler la présence de chlorophylle chez le *Lathræa squamaria*.

Pour Kerner et Wettstein (43), le *Lathræa squamaria* est une plante insectivore. Les glandes pédicellées et les glandes en bouclier donnent naissance à des filaments plasmatiques qui s'allongent au contact des petits animaux, se collent à eux, immobilisent les plus petits et coupent le chemin de retour aux plus gros. Les glandes en bouclier jouent surtout un rôle absorbant en raison de leurs relations avec les vaisseaux.

Massee (57) émet l'hypothèse que le *Lathræa squamaria* prend une grande partie de sa nourriture dans l'humus; les glandes pédicellées sécrèteraient un liquide acide qui transformerait les particules organiques; il y aurait absorption par les glandes en bouclier. Il signale l'apparence velue des glandes pédicellées.

Scherffel (69) a vu les filaments, non seulement sur les glandes, mais encore sur les autres cellules de l'épiderme et sur les corps étrangers voisins; il contredit les données de Kerner et de Wettstein. D'après lui, les filaments sont de nature bactérienne, et il suppose que les Bactéries vivent en symbiose avec le *Lathræa squamaria*.

Jost (42) a vu aussi les filaments émis par les glandes. Il les considère comme des corps inertes, vraisemblablement de nature cireuse. Il n'admet pas la sécrétion acide, et pour lui

le rougissement du tournesol est dû au suc cellulaire.

Hovelacque (39) étudie surtout la nervation, la structure et le développement ; il confirme les observations de Stenzel concernant le reploiement de la feuille. Il décrit les glandes, qui lui paraissent « plutôt des organes sécréteurs, voire même excréteurs, que des organes absorbants ».

Heinricher (29), dans une courte notice, signale la présence de stomates sur les organes aériens de *Lathræa squamaria* et leur absence sur les mêmes organes chez *Lathræa clandestina*.

Pour Göbel (24-25), le reploiement de la feuille est un cas de « rétrécissement de la surface » ; il facilite l'avance dans le sol, et les ouvertures des glandes, toujours situées à l'intérieur des chambres, ne peuvent être obstruées par les parcelles de terre. Comparant les glandes en bouclier de *Tozzia* et celles de *Lathræa*, il conclut que les unes et les autres doivent favoriser la sortie de l'eau ; ce sont des organes de transpiration ou mieux de sudation. Les glandes pédicellées ont la structure de glandes sécrétrices ; le mode de sécrétion et le rôle en sont inconnus, de même que ceux des poils glandulaires de beaucoup d'autres plantes.

Malgré ces nombreux travaux, relatifs pour la plupart au *Lathræa squamaria*, le sujet n'est pas épuisé. Si, au point de vue de la structure et du développement, il reste peu de chose à ajouter, le rôle de l'écaille et de ses glandes reste toujours hypothétique. Les observations que j'ai pu faire et les expériences qu'elles m'ont suggérées contribueront, je l'espère, à éclaircir la question.

Je rappellerai l'aspect extérieur de l'écaille, la structure anatomique en insistant sur les particularités propres à faire comprendre le rôle.

II. ASPECT EXTÉRIEUR. — Les écailles sont opposées et alternent d'un verticille à l'autre.

Sur certains rameaux, les entre-nœuds sont courts, et les écailles, serrées les unes contre les autres, se recouvrent comme les tuiles d'un toit ; sur d'autres, les entre-nœuds sont assez étendus, et les écailles s'appliquent contre la tige. Le sommet apparent se recourbe légèrement vers l'extérieur

chez *Lathræa squamaria*. Cette particularité ne se présente pas chez *Lathræa clandestina*.

Elles sont sessiles, cordiformes, quelquefois déformées par le contact avec des corps étrangers, tels que cailloux et grosses racines. Leur sommet est pointu chez *Lathræa squamaria*, plus arrondi chez *Lathræa clandestina*.

Elles peuvent atteindre 1 centimètre de largeur et, dans les terres labourées, jusqu'à 15 millimètres; chez le *Lathræa squamaria*, elles sont généralement plus petites.

Elles sont épaisses, charnues, et par là se distinguent des véritables écailles; ce ne sont pas des organes foliacés atrophiés; elles doivent jouer un rôle important dans l'économie du végétal, comme l'a déjà fait remarquer Duchartre. Elles sont fermes et résistantes chez le *Lathræa squamaria*, plus molles chez le *Lathræa clandestina*; ce caractère, déjà signalé dans la racine, s'applique également au rhizome.

Elles sont blanchâtres. Chez le *Lathræa clandestina*, elles jaunissent peu à peu, se désorganisent et tombent, laissant une cicatrice brune et mettant à découvert le bourgeon axillaire; leur durée ne semble pas aller au delà d'une année; tous les rameaux que j'ai déterrés en septembre étaient dépouillés des écailles normales; seules persistaient les écailles incomplètement développées au voisinage des sommets végétatifs; la végétation semble ralentie à cette époque; c'est la période propice au bouturage. Chez le *Lathræa squamaria*, elles sont plus persistantes et durent au moins deux ans; elles brunissent et se désagrègent sur place en même temps que le rameau qui les porte.

Elles ne présentent pas de chlorophylle et sont incapables d'en acquérir par exposition à la lumière. Bowman a déjà signalé ce fait chez *Lathræa squamaria*; il avait exposé des rameaux à la lumière du 20 novembre au milieu de janvier et n'avait observé aucun verdissement. J'ai vu des rhizomes écailleux de *Lathræa clandestina* se dresser à la surface du sol au bord d'une rivière. Ils s'étaient développés sous l'eau ou avaient été mis à découvert par affouillement de la rive; la baisse des eaux les avait laissés à l'air. Les écailles étaient petites, minces; leur sommet acuminé était arqué extérieure-

ment ; les chambres intérieures étaient peu nombreuses. Elles avaient une teinte verte, mais il était facile de reconnaître que cette couleur était due exclusivement à des Algues unicellulaires ou filamenteuses, qui formaient croûte à la surface. Dans un ruisseau, j'ai observé des rhizomes de *Lathræa clandestina* qui s'étaient trouvés mis à la lumière sous une mince couche d'eau ; ils ne présentaient également aucune trace de chlorophylle. Ces observations contredisent l'opinion de Schnetzler.

Les chambres peuvent s'observer par transparence. Elles dessinent des lignes sombres plus ou moins ondulées et rayonnant à partir de la base (fig. 76). Elles sont au nombre de quinze à vingt chez le *Lathræa clandestina*, et d'une dizaine seulement chez le *Lathræa squamaria*. Elles débouchent dans une sorte de vestibule dont l'ouverture, en forme d'arc, est visible sur la face inférieure et dans la région basilaire. Ce vestibule et les chambres qui en dépendent proviennent d'un reploiement de la feuille vers l'extérieur. La face supérieure est devenue toute la surface externe ; la face inférieure forme la surface interne.

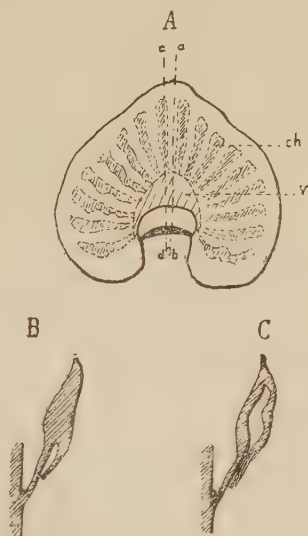


Fig. 76. — *Lat. clandestina*. Écaille. (Grossissement : 3 diamètres.) — A. Vue par la face inférieure ; a, vestibule ; ch, chambres visibles par transparence. B. coupe suivant ab. C. Coupe suivant cd.

III. STRUCTURE. — La surface externe est recouverte d'un épiderme qui originellement est l'épiderme de la face supérieure. Vues de face, les parois cellulaires sont légèrement ondulées (fig. 77). En coupe, les cellules épidermiques sont aplaties ; leurs parois sont minces et très légèrement cutinisées vers l'extérieur (fig. 77).

Chez *Lathræa clandestina*, les stomates sont facilement reconnaissables et relativement nombreux ; j'en ai compté jusqu'à trente au millimètre carré. Les cellules stomatiques sont petites,

leur contenu est granuleux. Elles forment saillie à la surface et paraissent poussées vers l'extérieur par la pression des cellules voisines ; ces dernières, dans une vue de face, ont une disposition rayonnante, et leurs bords libres vers la

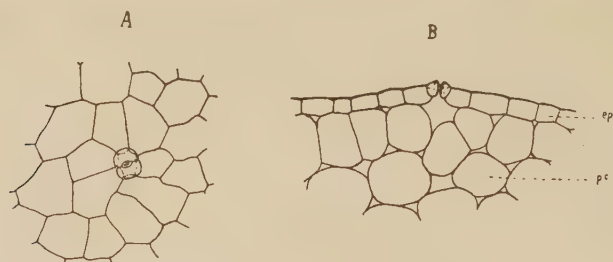


Fig. 77. — *Lat. clandestina*. Épiderme externe d'une écaille avec stomate. (Grossissement : 140 diamètres.) — A. Vue de face. B. Coupe transversale : *ep*, épiderme ; *pc*, parenchyme à grandes cellules.

chambre sous-stomatique s'aperçoivent par transparence au travers des cellules stomatiques.

L'ostiole est étroit et ovale ; il apparaît au fond d'un entonnoir dont les bords cutinisés se teignent vivement par le soudan (fig. 78). Il est normalement ouvert ; parfois il est obstrué par des particules terreuses. Exceptionnellement les cellules stomatiques sont aplaties et l'ostiole est fermé. Cette fermeture

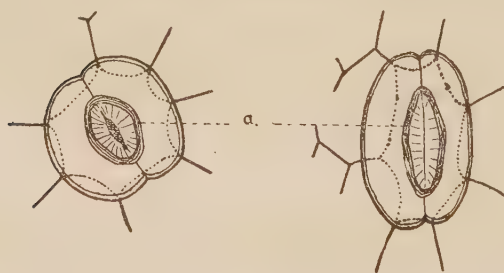


Fig. 78. — *Lat. clandestina*. Deux stomates, vus par la face externe, celui de gauche avec ostiole, celui de droite avec ouverture close. (Grossissement : 650 diamètres.) *a*. Anneau subérisé.

est causée par une déformation de l'ensemble, résultant vraisemblablement de la pression des éléments voisins, et non par une action de l'humidité ambiante sur les parois.

Je suppose que c'est le prélude de la chute

des cellules stomatiques ; j'ai observé assez fréquemment des chambres sous-stomatiques largement ouvertes dont les cellules stomatiques avaient été rejetées.

Plusieurs auteurs ont nié l'existence de stomates sur les écaillessous-terraines de *Lathræa squamaria*. Seul, ou à peu près,

Krause les a vus et décrits ; pour lui ils sont toujours en relief, toujours ouverts et assez nombreux (douze à dix-sept au millimètre carré) ; les cellules voisines, au nombre de quatre à huit, ont une disposition rayonnante.

Pour ma part, je n'ai rencontré que de très rares stomates chez *Lathræa squamaria*.

L'un d'eux, vu de face (fig. 79), montrait un large cercle fortement cutinisé qui constituait les bords de l'entonnoir ; l'ostiole était rétréci et presque fermé. J'ai vu

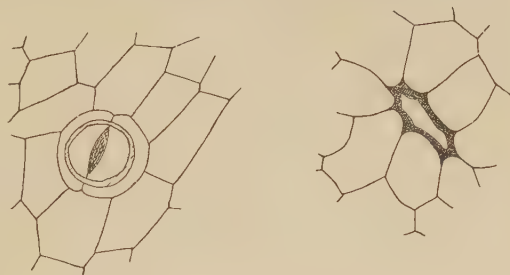


Fig. 79. — *Lat. squamaria*. Un stomate à gauche ; à droite une ouverture sous-stomatique dont les cellules stomatiques ont disparu. (Grossissement : 330 diamètres.)

plus fréquemment des pores dans l'épiderme qui rappelaient par leur forme une ouverture sous-stomatique (fig. 79). Les cellules, au nombre de six à huit, ont une disposition rayonnante autour de cette ouverture ; les bords libres sont revêtus d'une matière subéreuse. Il s'agit probable-

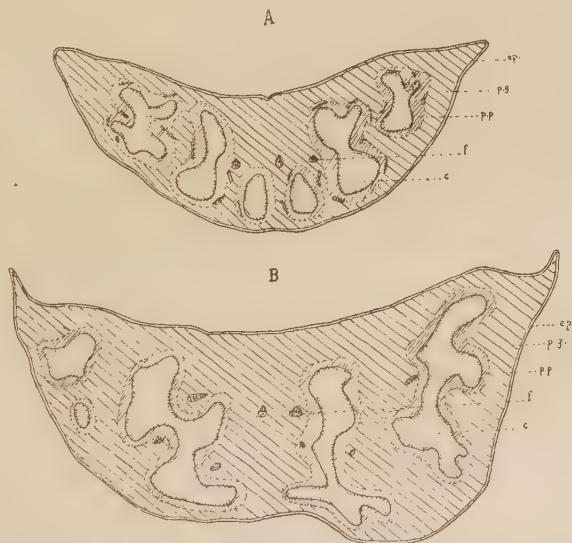


Fig. 80. — Coupe transversale et médiane. A. D'une écaille de *Lat. clandestina*. B. D'une écaille de *Lat. squamaria* : ep, épiderme ; pg, parenchyme à grandes cellules ; pp, parenchyme à petites cellules ; c, chambres, les glandes pédicellées sont représentées par des points ; f, faisceaux libéro-ligneux. (Grossissement : 40 diamètres.)

ment de stomates dont les cellules stomatiques ont disparu ; et ceci expliquerait comment les stomates vrais ont pu échapper à l'observation.

L'épiderme interne tapisse les parois du vestibule et l'intérieur des chambres. Il ne présente jamais de stomates ; les parois cellulaires sont minces, et la plupart des cellules donnent naissance à des formations glandulaires.

Dans une coupe transversale pratiquée dans la région médiane, les chambres apparaissent avec un contour sinueux et irrégulier (fig. 80). Les faisceaux vasculaires, coupés les uns transversalement, les autres obliquement, montrent un grand nombre de ramifications. Le parenchyme, dont l'épaisseur est très variable suivant la région considérée, présente toujours deux couches bien distinctes. Une couche de quelques

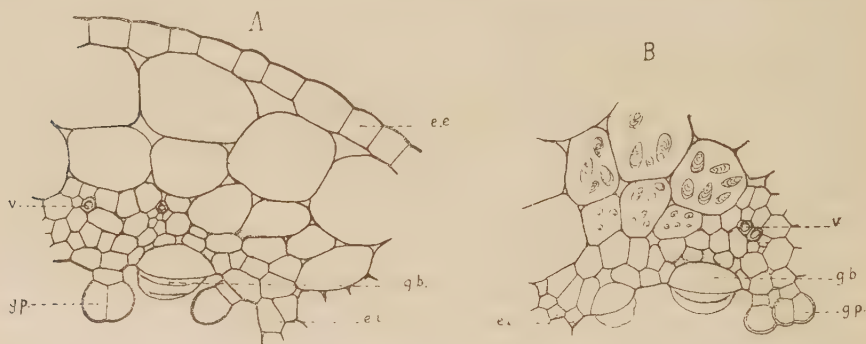


Fig. 81. — Parois des chambres foliaires. A. *Lat. clandestina*. B. *Lat. squamaria* : ee, épiderme externe ; ei, épiderme interne ; gp, glandes pédicellées ; gb, glandes en bouclier ; v, vaisseaux spiralo-annelés. (Grossissement : 185 diamètres.)

assises cellulaires borde le pourtour de toutes les chambres ; elle correspond au parenchyme de la face inférieure ; les cellules sont petites, serrées les unes contre les autres, ne laissant entre elles que quelques méats ; c'est le tissu jaune de Duchartre. Tout le reste, correspondant au parenchyme de la face supérieure, est formé de grands éléments polyédriques, lâches, avec nombreuses lacunes, particulièrement chez le *Lathræa clandestina*, et très riches en grains d'amidon volumineux (fig. 81).

IV. GLANDES. — L'intérieur des chambres présente des glandes si nombreuses que les parois en sont presque recouvertes (fig. 82). Ces glandes sont de deux sortes. Les unes sont formées d'une cellule-pédicelle supportant généralement

quatre autres cellules disposées en croix; ce sont les glandes *pédicellées* ou *stipitées*; dans les autres, les quatre cellules terminales sont allongées, disposées parallèlement, et reposent sur une cellule plus grande de forme elliptique: ce sont les *glandes sessiles* ou *glandes en bouclier*.

Les glandes pédicellées font saillie à l'intérieur des chambres. Elles proviennent d'une cellule épidermique (fig. 83), qui s'allonge vers l'extérieur en même temps que la membrane

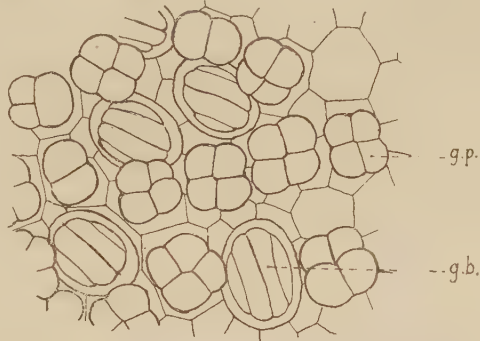


Fig. 82. — *Lat. clandestina*. Épiderme glandulaire vu de face: gp, glandes pédicellées; gb, glandes en bouclier. (Grossissement: 205 diamètres.)

s'épaissit au sommet; une première division transversale isole une cellule terminale et une cellule basale. La cellule terminale se renfle, subit une première division longitudinale, qui peut être suivie d'une seconde division en croix avec la première; cette seconde division apparaît dans les deux cellules, et quelquefois dans une seule; le sommet, vu de face, présente donc deux, trois ou quatre cellules suivant l'état d'évolution. La cellule basale se divise transversalement et donne naissance à la cellule-pédicelle; la cellule profonde reste généralement simple; exceptionnellement elle subit une division perpendiculaire à la surface et, dans ce cas, la cellule-pédicelle semble reposer sur deux cellules épidermiques.



Fig. 83. — *Lat. clandestina*. Différents états de développement des glandes pédicellées. (Grossissement: 210 diamètres.)

Les cellules terminales renferment un protoplasme granuleux et de gros noyaux situés dans la profondeur au voisinage des membranes transversales (fig. 84). Les parois trans-

versales sont très minces et se reconnaissent surtout aux sillons qu'elles déterminent sur la surface. Les parois externes sont épaisses, entièrement cellulósiques ; sous l'action des

alcalis, elles prennent un aspect feuilleté, et quelquefois les feuilletés externes se détachent en se recroquevillant. Chez *Lathræa squamaria* (fig. 85), à un fort grossissement, on aperçoit à la surface des filaments très fins, droits, coudés ou ondulés, cylindriques et émoussés à leur pointe. Ils constituent une dépendance de la membrane, car ils sont

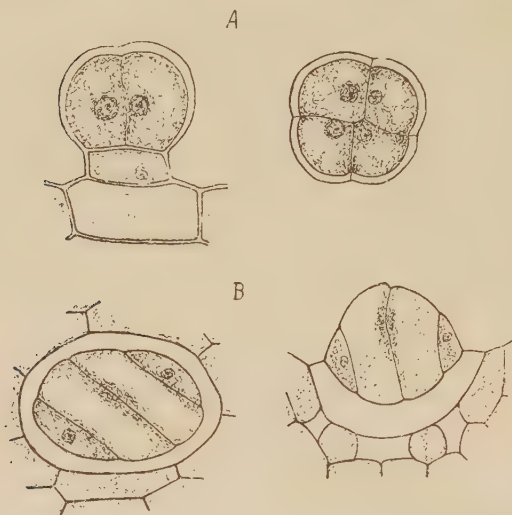


Fig. 84. — *Lat. clandestina*. — A. Glandes pédicellées vues de face et de profil. B. Glandes en bouclier vues de face et de trois quarts. (Grossissement : 435 diamètres.)

entraînés par les feuilletés externes lorsque ceux-ci se décolent. Je n'ai pu observer à leur intérieur aucune trace d'organisation permettant de les assimiler à des Bactéries ; je ne puis confirmer les observations de Scherffel, et je me rangerai plutôt à l'avis de Jost, qui les considère comme des corps inertes. Ils n'ont jamais été signalés chez *Lathræa clandestina* et, pour ma part, je ne les ai jamais observés dans cette espèce.

La cellule-pédicelle ne se distingue en rien des cellules épidermiques ; ses parois sont relativement minces ; le protoplasme est vacuolaire et peu abondant.

Les glandes en bouclier sont moins saillantes ; elles sont partiellement enfoncées dans les tissus sous-jacents. Elles sont également moins nombreuses et sont localisées surtout au fond des cavités. Dans une coupe perpendiculaire à la surface, elles rappellent vaguement la forme de l'œil humain, comme l'a fait remarquer Masee. Les cellules terminales, normalement au nombre de quatre, sont quelquefois réduites

à deux lorsque le développement n'est pas achevé. Elles ne recouvrent pas entièrement la cellule basale. Les cellules médianes sont assez renflées extérieurement; les cellules latérales sont plus aplaties (fig. 84 et 85). Dans les cellules médianes, le protoplasme est peu dense; il est refoulé contre les parois, laissant au centre une large vacuole. De part et d'autre de la ligne médiane, deux légères proéminences forment une sorte de gouttière qui, vue de face, donne l'illusion d'une ouverture stomatique limitée par deux lignes sombres incurvées; l'illusion est encore accrue par l'abondance relative du protoplasme au-dessous des proéminences.

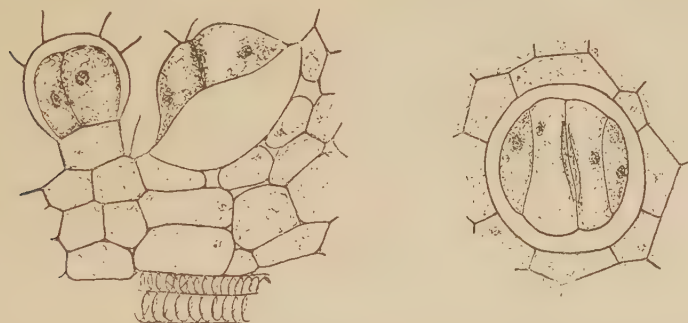


Fig. 85. — *Lat. squamaria*. Glandes pédicellées et glandes en bouclier avec filaments hyalins. (Grossissement : 435 diamètres.)

En aucun cas je n'ai pu déceler l'existence d'une véritable fente. Je n'ai pas vu non plus cet opercule médian signalé par Göbel et figuré par lui chez *Tozzia alpina*, qui, en se détachant, mettrait à nu une couverture. La cloison qui sépare les deux cellules médianes est d'ailleurs très mince; et sa place se reconnaît surtout, en coupe, à la gouttière du sommet, et dans une vue de face aux échancrures des parois aux extrémités. Les cellules latérales sont moins allongées et moins renflées; leur protoplasme est plus dense et les noyaux plus apparents. Les parois externes de cet ensemble ne sont pas épaissies, comme l'ont signalé Kerner et Wettstein; elles s'opposent par là aux parois des cellules terminales des glandes pédicellées.

La grande cellule basale, enfoncée dans le parenchyme voisin, a une transparence presque parfaite; elle est très

pauvre en protoplasme et paraît remplie presque entièrement d'une substance liquide. Normalement, elle est renflée vers l'extérieur; elle s'affaisse lorsqu'il y a sortie de liquide, et les cellules terminales paraissent s'enfoncer à son intérieur. Elle repose sur une rangée de petites cellules laissant entre elles des méats (fig. 81); je n'ai pas observé d'une façon constante la disposition régulière de ces méats signalée par Masee.

Les glandes en bouclier, chez *Lathræa squamaria* uniquement, présentent des filaments hyalins semblables à ceux qui hérissent la surface des glandes pédicellées (fig. 85). Sur cette figure on peut remarquer les mêmes filaments sur la partie libre de la cellule basale et sur les cellules épidermiques voisines. Ils ne sont donc pas spéciaux aux glandes.

Malgré la différence de forme, tous les auteurs ont signalé une analogie entre les deux sortes de glandes; les cellules terminales sont, dans les deux cas, au nombre de quatre normalement; la cellule basale des glandes en bouclier est l'homologue de la cellule-pédicelle des glandes pédicellées. Cette analogie se rencontre encore dans le développement. Les glandes en bouclier proviennent d'une cellule épidermique; une cloison transversale isole la cellule basale et une cellule superficielle; une cloison perpendiculaire à la surface sépare, dans cette dernière, deux premières cellules terminales; deux nouvelles cloisons parallèles à la précédente forment les quatre cellules définitives.

Les dernières ramifications vasculaires (fig. 81), sous forme de vaisseaux annelés ou spirales, s'épanouissent dans le parenchyme à petites cellules, sans qu'on puisse reconnaître des relations particulières entre elles et l'une ou l'autre sorte de glandes.

V. RÔLE DES ÉCAILLES. — Il n'y a pas lieu d'insister longuement sur le rôle carnivore des écailles, signalé par Kerner et Wettstein; cette théorie a déjà été combattue par la plupart des auteurs. Sans discuter la nature et la fonction des filaments hyalins, je ferai remarquer seulement qu'ils n'existent que chez *Lathræa squamaria* et qu'ils ne sont pas localisés uniquement sur les glandes. S'ils servaient donc à la capture et

à la digestion des animaux, l'absorption se ferait par toute la surface des chambres et ne serait pas spéciale aux glandes ; le caractère de plante carnivore ne pourrait être attribué au *Lathræa clandestina*. J'ai observé chez cette dernière espèce la coloration brune, partielle ou totale, dans une ou plusieurs cellules terminales des glandes pédicellées que Kerner et Wettstein ont vue eux-mêmes chez *Lathræa squamaria* et qu'ils considèrent comme résultant de l'absorption de restes organisés ; c'était un symptôme de dégénérescence. J'ai observé pendant plus d'une heure les mouvements de petits organismes à l'intérieur d'une chambre de *Lathræa clandestina* ; des Paramécies, avec d'autres Infusoires plus petits, des Diatomées provenant d'une eau ou avaient séjourné des rameaux de *Lathræa*, se déplaçaient dans tous les sens ; ils frôlaient les surfaces glandulaires sans jamais s'y fixer et sans paraître attirés ou gênés dans leurs mouvements par une sécrétion quelconque.

Pas plus que Stenzel, je n'ai rencontré les sécrétions calcaires signalées par Krause. J'ai trouvé parfois des filaments cellulaires à l'intérieur des chambres rappelant un mycélium de Champignon. Est-ce à ces filaments qu'il faut attribuer le dépôt calcaire observé par Krause ? Peut-être, et leurs débris formeraient le squelette délicat et transparent signalé par cet auteur, après action d'un acide.

L'expulsion de l'eau par les écailles est très manifeste. Göbel la signale plutôt comme une nécessité que comme une certitude. Il a expérimenté sur *Tozzia*, et a vu un dépôt abondant d'eau sur les parois d'une chambre où la plante était enfermée. Il admet le même phénomène chez le *Lathræa* ; il considère cette sortie comme indispensable dans ce qu'il appelle le « cycle de transpiration ».

Divers auteurs ont entrevu cette expulsion d'eau ; les uns n'y ont pas attaché d'importance, les autres l'ont interprétée dans un sens favorable à leur hypothèse. Gilbert raconte que la sécrétion est quelquefois si abondante qu'une terre grasse, légèrement friable, était saturée d'humidité dans le voisinage immédiat du parasite, alors qu'ailleurs elle pouvait s'émietter avec les doigts ; pour lui, cette sécrétion est acide, elle solu-

bilise les matières humicoles et les rend absorbables par le *Lathræa*. Heinricher dit que la terre argileuse où se développe le *Lathræasquamaria* moule les rameaux qui, après dégagement, laissent leur empreinte en creux dans cette terre humide. Col (12) écrit qu'au printemps, par temps sec, on voit, dans les vignobles atteints par le parasite, « des places de la largeur de la main ou des deux mains ayant l'apparence de terre qui vient d'être arrosée »; à ce caractère il reconnaissait la présence de *Lathræa clandestina*, dont les feuilles, pour lui, jouent le rôle de réservoirs aquifères. P. Marsais (54) a remarqué les mêmes taches humides dans les mêmes vignobles; « la terre se transforme en boue », dit-il, et dans un tel milieu les racines de la Vigne « meurent par asphyxie et pourrissent ». Tous ceux qui ont ramassé sur place des rameaux de *Lathræa clandestina* et de *Lathræasquamaria* ont pu constater que la terre voisine est fortement mouillée; les pierres enfouies dans le sol semblent ruiselantes.

L'eau provient des écailles; elle sort des chambres. En prenant un rameau à écailles larges et non recouvrantes et en plongeant la section dans un verre d'eau, la face inférieure du très court pétiole et la surface du rhizome sont bientôt humectées par un liquide qui suinte par la fente du vestibule; si on l'enlève avec un morceau de papier-filtre, il se renouvelle au bout de peu de temps.

J'ai déterminé le poids d'eau rejetée en un temps donné par des rameaux récoltés en mars et mai. Un rameau écaillé était placé dans un large tube; l'un des bouts était fermé par un bouchon où j'avais fait passer l'extrémité inférieure du rameau débarrassée au préalable de quelques écailles; la surface était obturée avec soin au moyen de mastic; par l'autre bout, qui constituait la partie supérieure, je descendais une petite éprouvette contenant du chlorure de calcium et je fermais soigneusement avec un bouchon. Le tout était disposé au-dessus de l'eau d'un vase, de telle sorte que seule l'extrémité du rameau plongeât dans l'eau. Les parois du tube se couvraient rapidement de gouttelettes d'eau; l'émission d'eau était plus rapide que l'absorption par le chlorure de calcium. Au bout d'un temps variable, le rameau était retiré

et le chlorure de calcium maintenu jusqu'à dessiccation com-



Pl. II. — Aspect de la végétation au voisinage d'une touffe florale de *Lat. clandestina*; photographies prises le 28 avril 1915; dans le cliché du haut, l'herbe avait été rasée sur la droite pour montrer les fleurs de *Lat. clandestina*; l'herbe avait été également coupée dans la partie antérieure sur le cliché du bas pris sur le bord d'un cours d'eau.

plète des parois. Le chlorure de calcium pesé avant et après donnait, par différence, le poids de l'eau rejetée.

Voici les résultats de deux expériences d'une durée de vingt-quatre heures :

Lathræa clandestina : poids du rameau, 4^{gr},900 ; eau rejetée, 0^{gr},200 ;

Lathræa squamaria : poids du rameau, 13 grammes ; eau rejetée, 0^{gr},390.

En vingt-quatre heures, le rameau de *Lathræa clandestina* avait donc rejeté 1/25^e environ de son poids d'eau, et le *Lathræa squamaria* 1/33^e. Une masse de 6 livres, comme en a déterré Massee, rejetterait dans ces conditions 100 centimètres cubes. environ d'eau par jour.

Au début de mes recherches sur le *Lathræa clandestina*, j'ai été frappé par l'aspect de la végétation au voisinage des touffes florales. Les photographies de la planche II (p. 245), prises les 27 et 28 avril 1915, donnent une idée de cette végétation comparée à la végétation environnante. Toutes les plantes herbacées ont un développement double et quelquefois triple. Les feuilles sont larges, d'un vert intense. Les fleurs de *Lathræa* sont bientôt enfouies sous cette végétation luxuriante, et, pour montrer ces fleurs sur les photographies, on a dû raser une partie de l'herbe. Les prairies où le *Lathræa clandestina* était abondant présentaient l'aspect de ces herbages où les mêmes bestiaux, séjournant plusieurs mois, évitent de paître l'herbe grasse entourant leurs excréments. J'en étais arrivé à reconnaître à coup sûr l'emplacement d'une colonie de *Lathræa* au seul examen de la végétation ; les touffes vigoureuses dissimulaient toujours quelques inflorescences.

Au 1^{er} mars 1919, alors qu'aucune fleur n'apparaissait encore, dans une région où je savais trouver le parasite, j'ai été guidé également par la végétation herbacée. Les Graminées, encore faibles, apparaissaient avec une teinte plus sombre, témoignant une plus grande vigueur en certaines places ; en fouillant le sol à ces endroits, j'ai toujours ramené des rameaux de *Lathræa*.

J'ai pu faire la même observation en diverses stations. Elle est surtout facile et frappante dans les vergers et les prairies, là où le *Lathræa clandestina* croît sur les racines longuement traçantes de certains arbres et en particulier du Peuplier. Les

colonies trouvent leur nourriture sur des racines superficielles à plusieurs mètres du tronc où le gazon, non gêné par l'ombre du feuillage, est dru et serré. Sur le bord immédiat des ruisseaux, dans les fourrés des taillis, les plantes herbacées sont trop peu abondantes pour qu'on puisse noter un contraste. Le *Lathræa clandestina* ne détermine donc pas toujours une plus grande vigueur chez les plantes voisines, et c'est vraisemblablement pour cette raison que cette observation n'avait pas été signalée jusqu'ici. Cependant un botaniste qui a exploré la région de Mayenne m'écrivait : « Presque toujours, quand j'ai trouvé la Clandestine, j'ai dû relever et écarter les grandes herbes qui l'entouraient et la cachaient. » En publiant cette remarque, il eût pu éveiller l'attention et susciter des recherches.

La vigueur de la végétation ne pourrait-elle être le résultat d'une grande humidité du sol ? La sudation abondante des colonies de *Lathræa* ne pourrait-elle seule provoquer le grand développement des plantes voisines ? Qu'on veuille bien se rappeler que le *Lathræa* ne se rencontre que dans les endroits humides où le sol est toujours imprégné suffisamment d'eau pour que les végétaux ne puissent souffrir de la sécheresse, et l'on admettra difficilement, *a priori*, qu'un supplément d'eau soit avantageux. L'une des photographies de la planche II a été prise sur le bord immédiat d'une rivière dont on aperçoit le courant ; l'humidité était certes suffisante pour que les Graminées atteignissent de ce fait leur maximum de développement, et malgré cela le contraste est frappant entre la végétation provoquée et la végétation voisine. Dans le nord de la Mayenne, le sol est peu fertile, et l'épandage des engrais sur les prairies naturelles est peu fréquent ; les cultivateurs se contentent d'irriguer leurs prairies en dérivant l'eau des ruisseaux. Là où l'eau coule, la végétation est plus active, mais les plantes n'acquièrent pas, par cet apport d'eau, la vigueur qu'elles manifestent au voisinage du *Lathræa*. Dans un verger bien entretenu, recevant le purin et les eaux d'une cour de ferme, la végétation était très avancée fin avril 1919, et cependant j'ai pu encore reconnaître sous des herbes plus hautes les fleurs de *Lathræa clandestina*. Un

apport d'eau, et surtout un apport d'éléments nutritifs, peut diminuer le contraste sans le faire disparaître entièrement.

Ce développement vigoureux n'est pas particulier à quelques plantes seulement. Tous les végétaux qu'on peut rencontrer dans les prairies, à quelque famille végétale qu'ils appartiennent, et quel que soit leur système racinaire, témoignent d'une rapide croissance. J'ai relevé parmi eux de nombreuses Graminées : *Poa pratensis* L., *Dactylis glomerata* L., *Bromus mollis* L., *Holcus lanatus* L., *Anthoxanthum odoratum* L., *Lolium perenne* L., *Lolium italicum* A. Br., *Cynosurus cristatus* L.; des Légumineuses : *Trifolium pratense* L.; des Composées : *Taraxacum dens-leonis* L., *Centaurea jacea* L.; des Renonculacées : *Ranunculus acris* L., *Ranunculus repens* L.; des Rosacées : *Spiræa ulmaria* L.; des Ombellifères : *Conopodium denudatum* Koch.; des Caryophyllées : *Stellaria holostea* L., *Stellaria graminea* L.; des Rubiacées : *Galium aparine* L.; des Polygonacées : *Rumex acetosa* L.; des Urticacées : *Urtica dioica* L.

Devant cette grande variété, il est difficile de songer au parasitisme de ces plantes sur le *Lathræa clandestina* ayant pour effet de leur fournir un supplément de nourriture; il est difficile d'admettre également une symbiose vraie entre toutes ces plantes et le parasite, car la symbiose ne s'observe qu'entre végétaux spéciaux et adaptés. Recherchons cependant les relations de voisinage entre racines étrangères et rameaux écailleux.

Divers auteurs ont signalé la présence de nombreuses racines étrangères, enserrées entre les écailles de *Lathræa clandestina* comme de *Lathræa squamaria*; tous ont supposé que ce contact était accidentel et qu'il résultait de la croissance du parasite dans une terre où s'enchevêtraient les nombreuses racines des autres plantes. Les racines étrangères sont particulièrement nombreuses sur les rameaux à écailles imbriquées; elles adhèrent si fortement qu'on pourrait croire qu'elles font corps avec eux; si, sans précaution, on essaie de les enlever, elles se brisent ou déchirent les écailles; mais, si on procède graduellement à l'effeuillage, on constate qu'elles ne sont, le plus souvent, que comprimées et serrées entre les écailles. Dans

certains cas elles restent encore collées aux écailles isolées ; avec une brosse un peu dure on peut les détacher sans les briser. Ces racines détachées à la brosse sont toujours grêles, abondamment ramifiées et couvertes de nombreux poils absorbants sur toute leur surface. J'ai observé une écaille transpercée par une petite racine étrangère ; cette dernière avait pénétré par la fente du vestibule, avait traversé le parenchyme et sortait sur l'un des côtés ; elle faisait réellement corps avec l'écaille ; mais, en pratiquant une incision, la racine étrangère fut dégagée facilement ; il n'y avait pas de continuité entre les tissus, il y avait eu perforation par digestion, et rien n'indiquait que cette digestion se continuait latéralement ; la racine étrangère ne s'était pas introduite pour puiser des sucres nutritifs ; elle ne vivait pas en parasite. Dans d'autres cas, j'ai observé des racines étrangères qui, pénétrant toujours par la fente du vestibule, plongeaient, par leur extrémité, dans l'intérieur des chambres ; leur coiffe était quelquefois enfoncée dans le parenchyme et leur surface était couverte de poils absorbants longs et nombreux.

Toutes ces observations montrent que la présence de nombreuses racines étrangères entre les écailles n'est pas due à un hasard de croissance du parasite. Les petites racines, au moins, sont attirées par les écailles vers lesquelles elles se dirigent comme elles se dirigeraient vers une région humide. L'abondance de leurs poils absorbants prouve qu'elles viennent y chercher l'eau rejetée, et leur pénétration fréquente par la fente du vestibule indique encore que c'est par cette ouverture que le liquide sort.

Il est difficile de reconnaître l'origine des racines étroitement enserrées ou perforantes ; mais il paraît évident que toutes les plantes qui bénéficient du voisinage des rameaux de *Lathræa* ne présentent pas, en même abondance au moins, des racines grêles capables de s'insinuer entre les écailles. Par exemple, le système racinaire pivotant des *Rumex*, les grosses racines fibreuses des Renoncles ne peuvent contracter des rapports aussi intimes que les fines racines des Graminées. Il faut donc admettre que l'influence des rameaux écailleux de *Lathræa* peut s'exercer à distance. Et ceci exclut toute néces-

sité de contact immédiat, de continuité des tissus, autrement dit de parasitisme. Tout au plus peut-on admettre une association symbiotique en considérant que les Graminées, les *Rumex*, les Renoncules peuvent être parasités par le *Lathræa clandestina*, qui, en retour, réalise autour de lui un milieu humide plus ou moins étendu favorisant le développement des plantes parasitées.

L'eau ne doit pas constituer le seul élément de ce milieu, car elle peut être, non loin de là, en quantité plus que suffisante, sans pour cela que la végétation soit aussi active, comme je l'ai déjà fait remarquer. Des principes fertilisants provenant du parasite doivent être véhiculés par l'eau. Le parasite doit excréter autre chose que de l'eau.

Il peut émettre des sels minéraux ou organiques ; il peut aussi donner naissance à des ferments capables de réaliser par synthèse des produits alimentaires. Pour vérifier l'une et l'autre de ces hypothèses, j'ai pratiqué des semis de Ray-Grass sur de la terre dans laquelle des rameaux de *Lathræa clandestina* s'étaient développés et sur de la terre prise à quelque distance ; les produits émis par le parasite devaient se rencontrer dans la première ; ils devaient faire défaut dans la seconde.

Dans les premiers jours de mars, j'ai donc prélevé de la terre là où végétaient des souches de *Lathræa clandestina* ; j'avais enlevé au préalable le gazon ; la terre était débarrassée soigneusement de tous les rameaux écailleux et des racines étrangères. Elle fut mise en pots. Les uns ne subirent aucun traitement préalable. D'autres furent maintenus à une température comprise entre 70° et 80° pendant trois heures dans le but de détruire les microorganismes et les ferments supposés. Les derniers furent lessivés pendant plusieurs jours avec de l'eau distillée pour éliminer les sels entraînés par l'eau. La terre de comparaison fut prise, dans les mêmes conditions, à un mètre de distance environ, là où l'action du parasite n'avait pu se faire sentir ; elle fut mise également en pots. Toutes ces terres furentensemencées le 6 mars. Les pots furent mis en serre pour activer la germination, et trois semaines plus tard ils furent placés dans une plate-bande du jardin botanique, également exposés au soleil et à la pluie. Le 15 mai, ils furent

photographiés. La planche III représente quelques-unes de ces photographies. Les numéros 1, 3 et 5 renfermaient de la terre où des touffes de *Lathræa* s'étaient développées; les numéros 2 et 4, de la terre du voisinage. La végétation est plus active dans les trois premiers; la différence est moins grande que dans la nature, parce que l'action du parasite n'a pas continué à s'exercer, mais elle est encore très nette. Le *Lathræa clandestina* avait donc imprégné la terre voisine d'éléments fertilisants, qui n'avaient pas encore été puisés en totalité par les plantes étrangères; une partie de ces éléments persistait et avait



Pl. III. — Résultats de semis de ray-grass sur diverses terres.

N° 1. — Terre imprégnée des produits d'excrétion de *Lat. clandestina*, non stérilisée, non lavée.

N° 3. — Même terre que dans le n° 1, mais lavée à l'eau distillée.

N° 5. — Même terre que dans le n° 1, mais stérilisée par un séjour de trois heures dans une étuve à 80°.

N°s 2 et 4. — Terre non imprégnée des produits d'excrétion de *Lat. clandestina*, prise à 1 mètre d'une touffe de ce parasite.

Les semis ont été faits le 6 mars 1919, et les photographies ont été prises le 8 mai de la même année.

provoqué une végétation plus active du Ray-Grass. Si dans le pot numéro 1 la végétation est moins dense, c'est qu'à la suite d'un accident quelques pieds avaient été coupés.

L'humidité n'est pas en cause, car tous les pots avaient reçu les mêmes arrosages naturels ou artificiels.

Le numéro 1 n'avait subi aucun lessivage; la terre n'avait pas subi l'action de la chaleur. Le numéro 3 renfermait de la terre lessivée et le numéro 5 de la terre préalablement chauffée. La végétation n'est pas très différente dans ces trois pots. Au cours des deux mois, tantôt l'un, tantôt l'autre, présentait la plus grande croissance. Au mois de juin, malgré l'exiguïté du

milieu où se développaient les racines, les uns et les autres ont donné des tiges florifères; les numéros 2 et 4 n'en présentaient encore aucune fin juillet.

La terre lessivée était donc aussi riche en principes fertilisants. L'eau de lavage n'avait enlevé aucun élément nutritif. Ceci exclut la présence de nitrates dans les produits émis par le parasite; car on sait depuis longtemps que les nitrates peuvent être entraînés par l'eau; je n'ai pu, d'ailleurs, déceler la présence de ces sels dans l'eau de lavage. Par contre, on sait que les phosphates, le sulfate d'ammoniaque sont retenus par la terre; l'eau ne les entraîne qu'en proportion très faible. C'est vraisemblablement à ces sels qu'est due la vigueur plus grande de la végétation.

La chaleur n'a pas diminué la fertilité de la terre dans le pot numéro 5. L'action fertilisante n'est donc pas due à des ferments émis par le parasite susceptibles d'activer l'absorption de principes organiques du sol; elle n'est pas provoquée par l'existence de bactéries spéciales au *Lathræa*, qui enrichiraient le sol en éléments utiles aux plantes en puisant par exemple l'azote de l'air.

De ces essais de culture, il résulte que le *Lathræa clandestina* excrète avec l'eau des principes organiques ou minéraux non entraînés par l'eau et dont les racines étrangères font leur profit. Quelques-unes de ces racines viennent puiser les éléments nutritifs à leur source, dans les chambres ou au voisinage des écailles. La partie non absorbée imprègne la terre avoisinante où d'autres racines peuvent la puiser. Cette filtration s'étend à quelques centimètres; les éléments nutritifs diminuent graduellement en quantité, ce qui explique la diminution également graduelle de la végétation (Pl. II).

Gilburt et Massee ont affirmé que les sécrétions des écailles étaient acides au tournesol. En appliquant un papier bleu de tournesol à la base des écailles, il s'imprègne de liquide sur plusieurs millimètres, et le bord seul vire très légèrement au rouge. Dans les mêmes conditions, un papier imprégné d'hélianthine, très sensible aux acides, ne change que très faiblement de teinte. L'acidité est donc très légère.

Le liquide sécrété peut-il solubiliser l'humus? Est-ce à lui

qu'il faut attribuer l'amollissement des racines mortes d'Orme au contact des rameaux écailleux, comme l'a observé Massee? En admettant même que les matières organiques soient attaquées et solubilisées, le *Lathræa* ne bénéficierait pas des produits de la désorganisation, car, dans cette hypothèse, les glandes, qui sont supposées être les organes absorbants, ne peuvent jouer ce rôle que si un courant d'entrée dans les chambres se superpose au courant de sortie, ce qu'il est difficile d'admettre. Quant au changement observé par Massee dans le protoplasme des glandes sessiles après contact avec de l'eau qui a été mélangée pendant quelque temps avec de l'humus végétal et des portions de feuilles coupées, modification qui prouverait le rôle absorbant de ces glandes, il montre que l'absorption est possible comme à travers toute paroi végétale mince, mais ne permet pas d'affirmer qu'elle a lieu dans la nature. L'hypothèse de Massee concernant l'absorption par les écailles n'est pas à retenir; et l'acidité des liquides émis est trop faible pour que leur action sur l'humus puisse expliquer la végétation luxuriante avoisinante.

J'ai recherché la présence de certains composés dans l'eau rejetée. J'ai fait séjourner des rameaux de *Lathræa clandestina* et de *Lathræa squamaria* dans de l'eau distillée pendant quelques heures; ils avaient été détachés avec précaution pour ne pas altérer les tissus, et je m'étais assuré qu'ils ne présentaient aucune autre blessure. Dans le liquide filtré, je n'ai jamais pu reconnaître la présence de nitrates. Le réactif molybdique m'a toujours donné une réaction très nette avec le *Lathræa clandestina*; avec le *Lathræa squamaria*, le précipité jaune est moins abondant et plus lent à se former; la présence de phosphates est donc certaine. Le chlorure de baryum donne un précipité assez abondant révélant l'existence de sulfates. En chauffant le liquide avec quelques gouttes de potasse caustique, on peut reconnaître le dégagement de quelques traces d'ammoniaque; elles ne sont pas perceptibles à l'odeur, mais elles bleussent légèrement le tournesol. L'eau n'est donc pas l'unique substance rejetée; des phosphates et des sulfates sont également excrétés, et l'ammoniaque constitue l'une des bases de ces sels.

Ce ne sont peut-être pas les seuls corps émis; mais la pré-

sence de phosphates et sulfates à base ammoniacale suffit pour expliquer la vigueur de la végétation dans les conditions naturelles et dans les essais de culture.

L'eau et les sels dissous sortent des chambres. Les glandes jouent-elles un rôle dans cette émission? Il est difficile d'admettre une filtration par toute la surface épidermique; les parois externes sont minces, mais elles sont recouvertes d'une légère couche cuticulaire. La structure des glandes en bouclier semble permettre cette émission. Elles ne présentent pas de pores, il est vrai, mais les glandes aquifères des végétaux, et les nectaires ne possèdent pas toujours un orifice et, lorsqu'il existe, il est nécessité par la présence d'une cuticule épaisse dans l'épiderme voisin. Les cellules terminales des glandes en bouclier ont des parois très minces sans cutinisation externe appréciable; l'eau peut donc filtrer au travers. Elles reposent sur une large cellule très pauvre en protoplasme; c'est une sorte de réservoir aquifère. Les cellules sous-jacentes présentent de larges méats. L'eau peut s'accumuler dans ces méats, alimenter la réserve contenue dans la grande cellule elliptique et être éliminée par les cellules terminales. La partie non recouverte de la cellule elliptique ne doit pas servir de membrane filtrante, car elle est cutinisée comme les cellules épidermiques. Le rôle des glandes pédicellées est plus énigmatique. Leur membrane externe est épaisse, leur contenu est granuleux, les vacuoles peu volumineuses; la cellule-pédicelle ne se différencie pas des cellules épidermiques. S'il y a excrétion par ces glandes, elle n'est pas simplement de nature physique, elle doit être le résultat d'une action vitale. Les matières rejetées doivent être, sinon élaborées dans les cellules, du moins y subir une dernière transformation. Si le rôle de ces glandes est encore mystérieux, je me refuse à croire à un pouvoir absorbant; elles sont placées dans des chambres profondes où rien de l'extérieur ne semble pénétrer; elles ne pourraient donc que réabsorber des substances émises par les cellules voisines, ce qui est peu vraisemblable.

Göbel a déjà montré la nécessité de l'émission de l'eau. L'absence de tout organe aérien, pendant la majeure partie

de l'année, empêche toute émission à l'état de vapeur. La concentration de la sève brute, puisée en abondance dans les vaisseaux de l'hôte, ne peut donc se faire que par un rejet d'eau à l'état liquide. La sudation remplace la transpiration ; elle est indispensable à la vie du parasite.

Les substances dissoutes ne peuvent être également que des produits d'élimination. Sont-ils rejetés parce qu'ils seraient en trop grande abondance dans le liquide absorbé par les suçoirs ? Il semble plus vraisemblable d'admettre que les substances rejetées sont le produit de l'activité cellulaire du parasite ; ce dernier élabore les aliments puisés dans l'hôte, il s'en nourrit ; de cette nutrition résulte des déchets.

Il y a émission de gaz carbonique ; je l'ai mise en évidence, sans toutefois avoir pu en déterminer l'importance faute de matériel frais en quantité suffisante. J'ai recherché par la méthode de Guignard (28) l'émission d'acide cyanhydrique sous l'influence du chloroforme. Des racines, des rhizomes, des écailles de *Lathræa clandestina* récoltés en mars et avril n'ont nullement altéré la couleur du papier picro-sodé, réactif de l'acide cyanhydrique. Il en a été de même avec des organes de *Lathræa squamaria* ramassés en mai. Si l'émulsine existe dans cette dernière espèce, comme l'a indiqué Bondouy, elle n'est pas accompagnée d'amygdaline, glucoside susceptible de s'hydrolyser en fournissant de l'acide cyanhydrique. Dans les deux espèces, l'acide cyanhydrique n'apparaît pas comme un des termes de la désagrégation de la molécule albuminoïde.

Les produits d'oxydation ne se rencontrent pas sous la forme solide, car dans aucun organe on ne constate le dépôt de cristaux, résines ou gommés. A l'exception du gaz carbonique, les produits d'oxydation doivent être solubles et éliminés par l'eau ; l'azote apparaîtrait sous la forme ammoniacale ; le phosphore et le soufre, sous la forme de phosphates et de sulfates. Les écailles, par l'intermédiaire de leurs glandes, joueraient le rôle d'appareil excréteur.

Les produits d'élimination, y compris l'eau dérivée de l'hôte au profit du parasite, retournent finalement aux plantes voisines. A cette association de diverses plantes on ne peut con-

server le nom de symbiose, car ce qui dérive d'une plante ne retourne pas toujours à la même plante après passage dans le parasite. Le parasite vit aux dépens de son hôte ; les déchets de la nutrition du parasite peuvent être repris par l'hôte. Certaines plantes peuvent momentanément trouver avantage à la présence du parasite ; d'autres peuvent en souffrir. Dans l'ensemble, le parasite ne peut être que nuisible, mais, dans les conditions normales de végétation, les faibles dégâts causés sont en partie compensés.

VI. CONCLUSIONS. — Les écailles ne sont pas des organes atrophiés ; elles jouent un rôle important dans l'économie du végétal.

Elles ne contribuent pas à la nutrition, soit en capturant et digérant des organismes vivants, soit en solubilisant les matières humicoles.

Ce sont surtout des organes d'élimination, ayant quelque analogie avec les organes d'excrétion des animaux ; elles rejettent, sous la forme liquide, la majeure partie de l'eau qu'elles ont puisée dans les vaisseaux du bois de leur hôte ; cette eau entraîne avec elle des produits d'excrétion résultant de la vie cellulaire tels que phosphates et sulfates ammoniacaux dont les racines des plantes voisines, parasitées ou non, peuvent faire leur profit ; l'élimination semble assurée par les glandes en bouclier, et peut-être également par les glandes pédicellées.

Les écailles jouent encore le rôle d'organes de réserve pour l'amidon.

CHAPITRE V

GRAINE ET GERMINATION

I. DÉHISCENCE DU FRUIT. — A maturité, le fruit est gros, charnu, et toujours entouré par le calice. Il est ovoïde chez le *Lathræa squamaria*; chez le *Lathræa clandestina*, il est un peu aplati latéralement et cordiforme. Dans les deux cas, le fruit s'ouvre pour laisser échapper les graines; les deux fentes de déhiscence correspondent aux deux nervures médianes des deux carpelles.

Le mécanisme de la déhiscence a été entrevu par Duchartre dans le *Lathræa clandestina*; il a été étudié avec soin chez les deux espèces par Heinricher, qui a consacré toute une notice à cette étude (29). Ce dernier auteur distingue dans les parois du fruit de *Lathræa clandestina* une couche externe dite *couche de gonflement* et une couche interne appelée *couche de résistance*. La déhiscence est provoquée par la turgescence des cellules de la couche externe. Dans le *Lathræa squamaria*, l'éclatement du fruit est dû au gonflement des placentas et aussi à la pression des nombreuses graines à l'intérieur.

Chez *Lathræa clandestina*, l'expulsion des graines est violente. Un sillon apparaît à la base du fruit; il s'approfondit, en même temps qu'il s'étend peu à peu vers le haut; puis le sommet éclate, les bords des valves se replient intérieurement, et les graines sont projetées avec force. On peut provoquer l'éclatement, en exerçant avec un canif une légère pression au fond du sillon basilaire. J'ai pu voir, ainsi, des graines s'élever verticalement à près de 3 mètres et projetées à 5 et 6 mètres de distance. La dissémination est assurée par ce moyen. Elle est rarement aussi grande dans la nature, en raison des herbes et des branches d'arbustes qui peuvent for-

mer obstacle. L'éclatement se fait avec un bruit qui rappelle celui des gousses de Genêt.

D'après Heinricher, la déhiscence chez *Lathræa squamaria* est moins brusque, et les graines ne seraient pas projetées à une grande distance. La dissémination des graines serait effectuée par les fourmis d'après Sernander, Rutger (71).

II. GRAINE. — Les graines de *Lathræa clandestina* sont grosses, lisses, légèrement bossuées ; elles ne deviennent tétraédriques, comme l'a figuré Marsais (55), qu'à la suite d'une dessiccation prolongée. Elles sont blanches, avec une tache noire ovale, légèrement rugueuse et très caractéristique. Elles ont un aspect caillouteux, comme l'a déjà fait remarquer Heinricher ; lorsqu'on les trouve, enfouies sous quelques centimètres de terre, on pourrait les confondre avec quelques graviers roulés abondants dans les alluvions ; elles en ont la dureté apparente ; leur tache noire empêche toute confusion.

Le tégument est à peine distinct. L'albumen est dur ; il prend l'aspect laiteux sur une coupe qui a séjourné dans l'eau ; il remplit presque toute la graine.

L'embryon est petit et placé au voisinage de la surface ; il est libre dans la cavité où il est inclus. Ses éléments sont à peine différenciés. La radicule est formée par une légère pointe dirigée vers la surface ; les deux cotylédons sont réduits à l'état de simples proéminences entourant un petit mamelon qui est l'ébauché de la gemmule.

III. ESSAIS DE GERMINATION. — Bowman et Vaucher ont essayé sans succès la germination des graines de *Lathræa squamaria*. Heinricher a repris ces essais avec *Lathræa clandestina* d'abord (31) et un peu plus tard avec *Lathræa squamaria* (33). Il a placé des graines dans différents milieux : terreau de feuilles, gazon, Sphaignes ; il en a fixé à des racines de Saule, d'Aune, de Noisetier ; il en a déposé à la base des souches d'Aune et de Noisetier. Il a obtenu quelques germinations. Les figures qu'il en donne indiquent des plantes souffreteuses, rachitiques, incapables de poursuivre leur développement, semble-t-il. Imbu de cette idée, que les plantes-hôtes exercent

une action inhibitrice sur le développement des suçoirs, il admet que pareille action est nécessaire à la germination des graines, et cela malgré quelques résultats obtenus dans l'humus, dans le gazon, mais attribués par lui à l'influence d'une plante, ligneuse qui s'est développée par hasard dans le voisinage. De ces expériences il conclut que le *Lathræa clandestina* germe seulement au voisinage d'une plante nourricière, que les graines paraissent avoir une notion exacte de l'état de santé dans lequel se trouve le futur hôte, qu'elles peuvent germer dans l'année de leur formation, que les périodes les plus favorables sont les périodes d'humidité, automne et printemps, qu'elles peuvent conserver leur faculté germinative pendant plusieurs années, qu'enfin leur croissance est très lente. Il donne peu de détails sur l'évolution des différentes parties de l'embryon. Il aboutit aux mêmes conclusions à la suite des essais de germination de *Lathræa squamaria*; pour cette plante il a remarqué que le voisinage de très jeunes racines facilite le développement. Plus tard L. Gautier (22) ayant écrit que « les affinités des Rhinanthacées, pour certains hôtes, n'ont pas encore été déterminées avec précision », Heinricher (38) répliqua par un article en français publié dans une revue française; il rappela ses travaux sur les *Lathræa* et aussi sur diverses Rhinanthacées, et conclut « que nous possédons déjà quelques connaissances sur le mode de germination et de vie des Rhinanthacées ». Malgré les affirmations de Heinricher, il semble que les conditions de la germination chez le *Lathræa* sont encore mal connues.

En mai et juin 1915, j'ai entrepris des essais de germination sur *Lathræa clandestina*. Je n'ai pu malheureusement les suivre assez longuement. Je me contenterai donc d'émettre quelques idées susceptibles de servir de directives dans des recherches ultérieures.

Dans ses essais, Heinricher n'a obtenu qu'un petit nombre de germinations, relativement au nombre de graines semées. Ceci semble indiquer que, si les conditions externes étaient réalisées, les conditions internes ne l'étaient que pour quelques graines seulement. Toutes les graines étaient vraisemblablement complètes; mais il est difficile d'admettre que toutes

possédassent encore leur faculté germinative; car, s'il en avait été ainsi, on s'expliquerait mal que la plupart d'entre elles fussent restées inactives, alors que quelques-unes se développaient. En mars, j'ai trouvé des graines enfouies dans de la mousse ou déjà enfoncées dans la terre; elles provenaient certainement de l'année précédente; elles paraissaient en bon état; elles avaient trouvé, sur la terre et dans le sol, l'humidité qui semble indispensable à leur conservation. L'embryon était-il encore vivant? Il avait une taille normale, mais était-il encore capable d'assimiler les réserves de l'albumen? Celles-ci, bien que intactes en apparence, n'étaient-elles pas déjà altérées? J'ai placé plusieurs de ces graines pendant plusieurs mois dans de la terre maintenue constamment humide; elles ont conservé leur forme extérieure, sans présenter le moindre développement. L'embryon est un organisme peu différencié; il est mal protégé par l'albumen; une dessiccation de quelques jours, peut-être de quelques heures, n'est-elle pas suffisante pour altérer sa vitalité? Cette question primordiale pourrait être élucidée en faisant des essais sur des graines prélevées dans le fruit avant la déhiscence, des graines expulsées récemment et des graines plus vieilles.

Pour Heinricher, une condition essentielle est la présence d'une racine-hôte. J'ai montré que le développement du suçoir pouvait se faire sur des corps étrangers quelconques; de même je pense que la germination peut avoir lieu loin de tout organisme vivant. Les réserves de la graine sont abondantes; elles permettent un développement notable de la racine. Heinricher a lui-même figuré une jeune germination possédant une racine ramifiée avec suçoirs adhérents à un hôte, alors que le bourgeon écailleux était encore enfermé dans les téguments de la graine. Je décrirai plus loin un stade analogue. L'hypothèse d'une excitation étrangère, nécessaire pour provoquer le réveil de l'embryon et pour lui permettre de digérer l'albumen dont il est entouré, ne se comprend guère. Pour ma part, je me refuse à l'admettre, tant que l'on n'aura pas isolé l'agent d'excitation et montré son action par des expériences concluantes. A mon avis, les recherches doivent surtout être dirigées vers l'étude des conditions internes et non pas vers celle

des conditions externes, qui, vraisemblablement, sont les mêmes que pour les autres graines.

IV. UN STADE DU DÉVELOPPEMENT GERMINATIF. — Tous ceux qui ont fouillé le sol pour en extraire des rameaux de *Lathræa* ont pu rencontrer des jeunes plantes issues de germination.

Bowman, Irmisch, Pitra, ont figuré de jeunes *Lathræa squamaria* récoltés par eux. Heinricher dit avoir trouvé vingt jeunes germinations de cette espèce dans une motte de terre de la grosseur dupoing. J'ai rencontré assez fréquemment des germinations de *Lathræa clandestina* (fig. 1), mais je ne les ai jamais vues en aussi grand nombre. Qu'il s'agisse de l'une ou l'autre espèce, tous les auteurs sont d'accord pour décrire une racine déjà longue, ramifiée, présentant des suçoirs fixés ou non et une ébauche de pousse feuillée ayant la forme d'une tête arrondie plus ou moins grosse et plus ou moins allongée suivant l'âge. Les figures de Pitra, d'Irmisch, comme les miennes, contrastent singulièrement avec les figures des rameaux rabougris obtenus par Heinricher dans ses essais de culture.

Le 1^{er} mars 1919, j'ai ramassé une très jeune germination de *Lathræa clandestina*, dont la racine seule sortait de la graine (fig. 86). Cette racine était longue de 3 centimètres environ ; la partie principale avait été brisée ; une racine latérale s'était développée, ramifiée, et portait un suçoir. La masse terminale rappelait une graine par sa forme, sa couleur et sa taille ; elle était cependant un peu moins ferme et un peu plus bossuée.

Heinricher a figuré deux états à peu près semblables obtenus dans ses essais de germination. Il n'en a pas fait une étude particulière, et, sur le mode de nutrition de l'embryon aux dépens de l'albumen, il n'a fait que donner des indications d'ordre général. C'est ce qui m'a déterminé à examiner de plus près l'échantillon trouvé.

S'il pouvait y avoir doute sur la nature de cette ébauche végétale, d'après son aspect extérieur, le doute n'était plus permis après un examen microscopique. Une série de coupes transversales dans le bouton terminal m'ont montré qu'à

cet état tout l'albumen n'était pas encore digéré ; une masse intacte, non altérée, assez épaisse en certains points, persistait encore et formait les parois (fig. 86) ; une zone lamelleuse interne, en contact avec les cotylédons, était en voie de digestion. Les deux cotylédons étaient représentés par une masse parenchymateuse adossée à l'albumen. Au centre, deux feuilles larges avec faisceaux libéro-ligneux étaient appliquées par leur face dorsale contre les cotylédons ; leurs bords libres

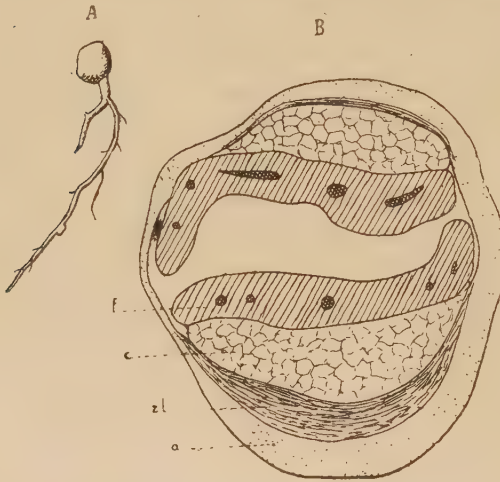


Fig. 86. — Jeune germination de *Lat. clandestina*. — A. Vue d'ensemble. (Grandeur naturelle.) B. Coupe transversale et médiane du sommet : a, albumen non altéré ; zl, zone lamelleuse où l'albumen est en voie de digestion ; c, cotylédons ; f, première paire de feuilles. (Grossissement : 13 diamètres.)

légèrement repliés ne s'accolaient pas aux parois, où cependant existait encore un peu d'albumen ; elles ne présentaient aucune cavité intérieure. Dans le bourgeon terminal apparaissait l'ébauche de deux autres feuilles.

Dans les régions pariétales, là où l'albumen n'a subi aucune transformation, il apparaît formé de grandes cellules polyédriques sans lacunes ni méats.

Les parois de ces cellules sont fortement épaissies, sauf en certains points, qui figurent vus de face comme les trous incomplets d'un crible. Ces épaississements sont de nature cellulosique et constituent une réserve hydrocarbonée. On ne rencontre aucune granulation amy-lacée. Par contre, le soudan décèle des grains assez abondants de nature grasseuse. En approchant de la périphérie, les cellules deviennent plus petites, tout en conservant leur ornementation ponctuée, et les matières grasses deviennent plus rares. L'assise externe a ses parois internes épaissies et ponctuées, les parois radiales sont lisses, et les parois externes sont épaissies et légèrement cutinisées. Cette dernière couche, à

peine différenciée, adhérant intimement au tissu sous-jacent, constitue le tégument (fig. 87).

La zone lamelleuse dans la région de contact avec les cotylédons n'a plus de structure cellulaire ; on ne trouve que des débris membraneux entremêlés, tassés et refoulés. Un peu plus loin, la forme des cellules est encore reconnaissable ; le contenu a disparu, les membranes se sont amincies, et les parois radiales sont plissées (fig. 87). Dans cette zone désorganisée, les réserves grasses font défaut.

Les cotylédons sont formés d'un parenchyme à très grands éléments laissant entre eux des méats et des lacunes. On ne peut distinguer dans ce parenchyme aucune différenciation cellulaire ; aucun vaisseau conducteur n'apparaît ni au sommet ni à la base. L'assise externe en contact avec l'albumen est formée d'éléments plus petits, à parois minces et à nombreuses divisions tangentielles et radiales. Par sa position

elle apparaît comme une assise nourricière ; c'est elle qui agit sur l'albumen et produit la désorganisation observée dans la zone lamelleuse. L'assise interne (fig. 88) ne se distingue pas du reste du parenchyme. L'amidon, qui fait défaut dans l'albumen, est abondant dans les cotylédons ; les grosses cellules en renferment de nombreux grains. Les granulations grasses s'y trouvent également. L'amidon ne peut provenir que de la réserve cellulosique de l'albumen.

Les deux premières feuilles ont une assise externe, accolée

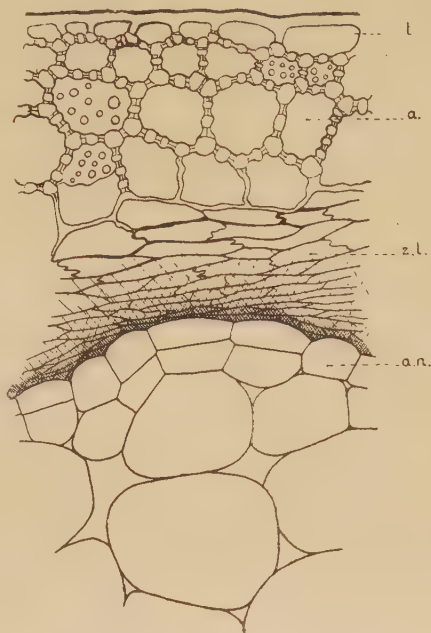


Fig. 87. — Jeune germination de *Lat. clandestina* : *t*, tégument ; *a*, albumen non modifié montrant les épaississements des parois ; *z.l.*, zone lamelleuse ; *an*, assise nourricière du cotylédon. (Grossissement : 185 diamètres.)

fortement à la masse cotylédonaire ; ses cellules s'enfoncent dans les espaces libres et prennent l'aspect de véritables cellules absorbantes sans épaissement externe ni cutinisation. Le parenchyme sous-jacent présente des lacunes ; il est riche en amidon et en gouttelettes grasses. Des faisceaux libéro-ligneux avec liber externe et bois interne se reconnaissent dans la profondeur. Ce sont des feuilles normales, sans glandes excrétrices et par suite sans chambres.

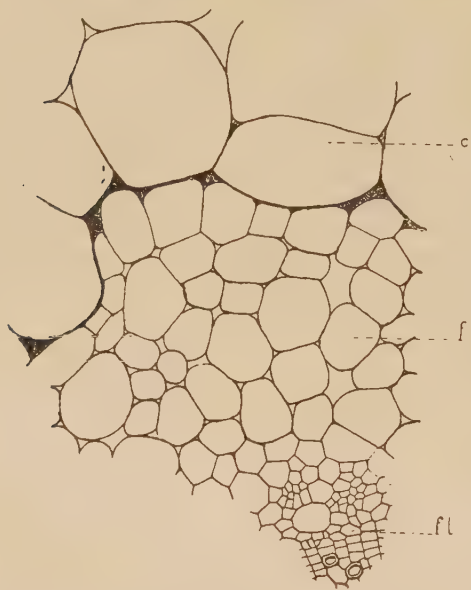


Fig. 88. — Jeune germination de *Lat. clandestina*: *c*, région interne du cotylédon ; *f*, première feuille en contact avec un cotylédon ; *fl*, un faisceau libéro-ligneux. (Grossissement : 185 diamètres.)

Pendant que la racine se développe et va chercher une racine-hôte sur laquelle elle pourra se fixer, l'albumen subvient aux premiers besoins de la plante. Il est assez abondant et assez riche en principes nutritifs pour permettre un développement notable de la racine et de la pousse feuillée. Il ne renferme pas d'amidon, mais il est riche en cellulose, en matières grasses et en substances albuminoïdes. Les matières grasses ne sont-elles pas susceptibles de s'al-

térer rapidement à l'air ? Et cette altération n'est-elle pas une des causes des insuccès dans les essais de germination ?

Les cotylédons jouent surtout un rôle nourricier. Ils élaborent, aux dépens des réserves, des substances nutritives et en particulier de l'amidon ; ils solubilisent les matières grasses avant de les incorporer. Il n'y a pas simple passage de l'albumen vers le cotylédon ; il y a élaboration ; les mêmes substances peuvent se rencontrer de part et d'autre de la région absorbante, mais elles font défaut dans la zone de passage ;

l'élaboration est manifeste lorsque ce sont des substances différentes de part et d'autre.

Les cotylédons en continuité par leur base avec la racine, en contact intime par leur surface interne avec les premières feuilles cèdent à ces organes la nourriture qu'ils ont élaborée ; les vaisseaux conducteurs n'ont pas de raison d'être. D'ailleurs la durée des cotylédons est faible ; ils se maintiennent sur la face dorsale des premières feuilles jusqu'à ce que celles-ci aient épuisé tous les aliments qui y sont accumulés ; puis ils flétrissent et disparaissent.

V. CONCLUSIONS. — Le fruit s'ouvre à maturité et laisse échapper les graines ; elles sont quelquefois projetées à une assez grande distance.

Les conditions de conservation des graines et les conditions de la germination sont encore mal connues.

Les matières de réserve sont renfermées dans l'albumen ; l'amidon fait défaut.

Les réserves sont assez abondantes pour permettre à la racine de se ramifier, de produire des suçoirs au contact d'une racine étrangère et de se nourrir désormais aux dépens de cette dernière.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Je ne reviendrai pas sur les conclusions qu'on pourra lire à la fin de chaque chapitre. Je voudrais, en terminant, dégager de cette étude une vue d'ensemble.

Les deux espèces de *Lathræa* examinées doivent être rangées dans le groupe des holoparasites. A aucun moment, elles ne sont susceptibles de mener une vie indépendante. Il n'y a pas, comme chez les hémiparasites, une phase de vie libre, même de courte durée. L'embryon trouve dans la graine une quantité de nourriture suffisante pour le conduire à un état de développement assez avancé qui lui permet de se fixer sur un autre végétal et de se nourrir à ses dépens. L'amidon, abondant dans tous les organes, constitue une réserve qui peut être utilisée en cas de disette ; il ne semble pas y avoir des périodes bien définies pour l'utilisation de cette réserve, et on ne peut dire que le parasitisme cesse pour autant.

Le parasitisme entraîne souvent une réduction et une dégradation de l'appareil végétatif. Il n'en est rien dans le genre *Lathræa*. Les racines, les tiges sous forme de rhizomes, les feuilles, considérées injustement comme des écailles, sont bien développées, et leur organisation présente la même complexité que chez les autres Phanérogames. Leurs particularités anatomiques sont plutôt une conséquence de la vie souterraine en milieu humide. Si le liège fait défaut sur toute la surface, c'est que dans ce milieu toute couche protectrice est superflue. Des fibres ne se rencontrent ni dans les racines, ni dans les tiges, parce que tout élément de soutien est inutile pour des organes qui restent enfouis dans la terre. Il en résulte que toutes les cellules du parenchyme cortical, en particulier, ne présentent aucune différenciation ; elles conservent leur vitalité et sont capables de participer à une régénération.

Le parasitisme aboutit fréquemment à une régression dans l'organisation florale, en même temps qu'à une multiplication du nombre des graines. Ce n'est pas le cas chez les *Lathræa*. Les fleurs sont assez nombreuses, mais leur nombre est en rapport avec le développement de l'appareil végétatif. Le nombre des graines n'est pas non plus excessif. La fleur a conservé sa structure originelle ; c'est le seul organe resté aérien, vraisemblablement parce que de par son organisation elle exige pour sa fécondation l'intervention des insectes. Les graines sont éparpillées ; elles assurent la conservation et l'extension de l'espèce.

Le rôle des graines n'est pas aussi important que chez d'autres parasites. L'existence souterraine pour un végétal entraîne généralement une plus grande longévité. Une colonie de *Lathræa* peut persister pendant de longues années ; les parties anciennes se détruisent et se désorganisent pendant que des rameaux nouveaux apparaissent. Le bouturage est facile, comme d'ailleurs chez toutes les plantes pourvues de bulbes et de rhizomes. Un rameau détaché, maintenu dans une terre suffisamment humide, engendre de nouvelles racines, produit de nouveaux suçoirs grâce à ses réserves et devient le point de départ d'une nouvelle souche. C'est là un procédé de multiplication, accidentel il est vrai, mais qui montre comment le rôle de la graine peut se trouver effacé par suite de l'existence souterraine.

La chlorophylle fait défaut ; elle n'apparaît dans aucun organe, aucun tissu ne peut en acquérir. On peut considérer l'incapacité à fabriquer des chloroleucites comme le résultat d'une adaptation à un milieu obscur. La vie souterraine a eu pour conséquence une modification du protoplasma le rendant inapte à produire désormais de la chlorophylle en présence de la lumière.

Toute élaboration de substances alimentaires aux dépens du gaz carbonique est rendue impossible ; il ne peut y avoir assimilation chlorophyllienne ; les deux facteurs indispensables, chlorophylle et lumière, font défaut. La plante est obligée de s'adresser à d'autres sources alimentaires. Elle les trouve dans les organes souterrains des plantes voisines. Elle absorbe

sa nourriture par des organes spéciaux, les suçoirs, dont la pointe est recouverte par l'assise pilifère adaptée au rôle de succion. Les suçoirs peuvent se former sur tous les corps étrangers, mais ils n'acquièrent tout leur développement et ne remplissent complètement leur rôle que sur les organes vivants. Ils puisent dans l'hôte : eau, sels minéraux, matières hydrocarbonées et matières azotées. A l'exception de l'eau et des sels, tous ces aliments sont élaborés par le parasite ; il n'y a pas simple passage de l'hôte dans le parasite, il y a digestion par ce dernier des aliments rencontrés et non pas recherchés. Le parasite garde son individualité. Il possède en lui l'énergie nécessaire pour opérer toutes les transformations ; il dispose à cet effet des diastases appropriées.

L'activité cellulaire s'accompagne toujours d'oxydations. Que l'oxygène provienne de la masse gazeuse incluse dans la terre et pénètre par les stomates, ou que dans ce milieu où les gaz se renouvellent mal une vie partiellement anaérobie soit possible, il y a toujours formation de déchets. Ces résidus ne sont jamais déposés dans les tissus des *Lathræa* ; ils sont solubles et éliminés avec l'eau qui a déjà servi de véhicule aux sels minéraux. L'élimination en est assurée par la feuille. C'est déjà un peu le rôle de cet organe chez les végétaux aériens ; ici, la feuille, qui ne peut servir à l'assimilation, s'est adaptée plus spécialement à la fonction d'excrétion. Le rejet des substances inutiles ou nuisibles paraît se faire par l'intermédiaire des glandes. Dans le milieu argileux et résistant, la sortie est facilitée par un retournement de la feuille ; la face inférieure est devenue une face interne ; des plissements ont augmenté l'étendue de la surface excrétrice ; des chambres à parois glandulaires se sont constituées.

En résumé, l'étude du genre *Lathræa* nous montre un exemple de l'adaptation à la vie souterraine d'une plante qui a conservé l'organisation complexe des végétaux phanérogames ; on peut concevoir qu'un parasitisme accidentel et partiel a déterminé l'adaptation au milieu obscur, et que cette adaptation a eu pour conséquences la disparition entière de la chlorophylle et l'obligation d'une vie parasitaire complète.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. D'ABZAC DE LA DOUZE (1890). — Sur quelques plantes du Périgord (*Bull. de la Soc. bot. de France*).
2. H. BAILLON (1891). — Histoire des Plantes, t. X, Paris.
3. TH. BONDOUY (1905). — De la présence de l'émulsine dans le « Lat. squamaria » (*C. R. de la Soc. biol.*).
4. BOWMAN (1829). — On the parasitical connections of « Lat. squamaria » and the peculiar structure of its subterranean leaves (*Transact. of the Linnean Society*, vol. XVI).
5. F. CAIRD (1875). — Notes on the structure of the leaves of « Lat. squamaria » (*Trans. and Proceed. of the Bot. Soc. of Edimburg*, t. XII).
6. AD. CHATIN (1856). — Anatomie du « Lat. squamaria » comparée à celle du « Claud. rectiflora » (*Bull. de la Soc. bot. de France*).
7. AD. CHATIN (1892). — Anatomie comparée des Végétaux (*Plantes parasites*, 2^e édit., Paris).
8. AD. CHATIN (1891). — La Clandestine aux Essarts-le-Roi (S.-et-O.) (*Bull. de la Soc. bot. de France*).
9. E. CHEMIN (1819). — Le genre « Lathræa » en Basse-Normandie (*Bull. de la Soc. linn. de Normandie*).
10. D. CLOS (1861). — La Clandestine parasite sur le « Crithmun » (*Bull. de la Soc. bot. de France*).
11. M. COL (1909). — Sur le « Lat. clandestina » parasite de la Vigne dans la Loire-Inférieure (*C. R. Ac. sc.*, 1^{er} sem.).
12. M. COL (1909). — Le « Lat. clandestina » parasite de la Vigne (*As. fr. pour av. des Sciences*, Congrès de Lille).
13. L. CORBIÈRE (1893). — Nouvelle flore de Normandie, Caen.
14. H. A. CUMMINS (1895). — Description of a new « Lathræa » from the eastern Himalaya (*Journ. of the Asiatic Soc. of Bengal*, vol. LXIV).
15. DINGLER (1877). — « Lathræa rhodopea » (*Bot. Zeitung*, XXXV).
16. DÖLL (1864). — Zur Erklärung der Entwicklung und des Baues der « Lat. squamaria » (*Jahresb. des Mannheimer Vereines für Naturkunde*).
17. DUCHARTRE (1843). — Observations anatomiques et organogéniques sur la Clandestine d'Europe « Lathræa clandestina » (*Mém. de l'Acad. des sc.*, t. X).
18. A. ENGLER und K. PRANTL (1891). — Die natürlichen Pflanzenfamilien.
19. D^r H. FAES (1908). — L'Orobanche « Lathræa squamaria » parasite de la Vigne (*Rev. de viticulture*, 1908).
20. FRANCHET et SAVATIER (1875). — Enumeratio plantarum Japoniæ, Paris.
21. A. FRAYSSE (1906). — Contribution à la biologie des plantes parasites (*Thèse de Montpellier*).
22. L. GAUTIER (1908). — Sur le parasitisme du « Melampyrum pratense » (*Rev. générale de bot.*, t. XX).

23. GILBERT (1880). — On the structure and functions of the scale-leaves of «*Lat. squamaria*» (*Journ. of the Roy. mic. Soc.*).
24. K. GOBEL (1893). — Pflanzenbiologische Schilderungen, zweiter Teil Marburg.
25. K. GOBEL (1897). — Morphologische und biologische Bemerkungen (*Flora*).
26. A. GORIS (1914). — Localisation et rôle des alcaloïdes et des glucosides chez les végétaux.
27. GRANEL (1887). — Origine des suçoirs des plantes parasites (*Bull. de la Soc. bot. de France*).
28. GUIGNARD (1906). — Le Haricot à acide cyanhydrique. Étude historique, botanique et chimique. Nouveau procédé pour déceler l'acide cyanhydrique (*Bull. des sc. pharm.*, t. XIII).
29. E. HEINRICHER (1892). — Biologische Studien an der Gattung «*Lathræa*» (*Sitzungsb. der kaiserlich. Akad. der Wissensch. Wien.*).
30. E. HEINRICHER (1893). — Biologische Studien an der Gattung *Lathræa* (*Ber. der deutschen botanischen Gesellschaft*, t. XI).
31. E. HEINRICHER (1894). — Die Keimung von *Lathræa* (*Ber. der deutschen botanischen Gesellschaft*).
32. E. HEINRICHER (1895). — Anatomischer Bau und Leistung der Saugsorgane der Schuppenwurz — Arten *Lat. clandestina* und *Lat. squamaria* (*Beiträge zur Biologie der Pflanzen*, Cohn).
33. E. HEINRICHER (1898). — Notiz über die Keimung von «*Lat. squamaria* L.» (*Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft*).
34. E. HEINRICHER (1899). — Die *Lathræa* — Arten Japans (*Bot. Centralb.*).
35. E. HEINRICHER (1899). — Zur Entwicklungsgeschichte einiger grüner Halbschmarotzer (*Ber. der deutschen botanischen Gesellschaft*, Bd. XVII).
36. E. HEINRICHER (1900). — Ueber die Arten des Vorkommen von Eiweisskrystallen bei *Lathræa* und die Verbreitung derselben in ihren Organen und deren Geweben (*Pringsheim. Jahrb. f. wiss. Bot.*, Bd. XXXV).
37. E. HEINRICHER (1906). — Ein bemerkenswerter Standort der *Lat. squamaria* (*Naturwissensch. Zeitschrift für Land und Forstwirtschaft*, 4 Jahrg.).
38. E. HEINRICHER (1909). — De la germination des graines des plantes parasites, en particulier de celles des Rhinanthacées (*Rev. générale de botan.*).
39. M. HOVELACQUE (1888). — Recherches sur l'appareil végétatif des Bignoniacées, Rhinanthacées, Orobanchées et Utriculariées (*Thèse de Paris*).
40. INDEX KEWENSIS (1894).
41. TH. IRMISCH (1855). — Bemerkungen über einige Pflanzen der deutschen Flora (*Flora*).
42. L. JOST (1888). — Compt. rend. analyt. et crit. des travaux de Kerner et Wettstein et de Scherffel (*Bot. Zeitung*, p. 425).
43. KERNER et WETTSTEIN (1886). — Die rhizopodoiden Verdauungsorgane thierfangenden Pflanzen (*Sitzungsberichte der kaiserlichen Akad. der Wissensch. Wien*).
44. H. KRAUSE (1879). — Beiträge zur Anatomie der Vegetationsorgane von *Lathræa squamaria* (*Inaug. Dissert*, Breslau).
45. J.-B. DE LAMARCK et A.-P. DE CANDOLLE (1806). — Synopsis plantarum.
46. J.-B. DE LAMARCK et A.-P. DE CANDOLLE (1815). — Flore française, 3^e édition.
47. LECLERC DU SABLON (1887). — Recherches sur les organes d'absorption des plantes parasites (*An. des Sc. nat.*).
48. LECLERC DU SABLON (1888). — Sur les poils radicaux des Rhinanthacées (*Bull. de la Soc. bot. de France*).
49. CH. LE GENDRE (1904). — Genre *Lathræa* (*Rev. scient. du Limousin*).

50. A.-L. LETACQ (1904). — Le « Lat. clandestina » dans le parc de Viantais à Bellou-s.-Huisne (Orne) (*Bull. de la Soc. des Sc. nat. de Rouen*).
51. O. LIGNIER (1889). — Observations biologiques sur le parasitisme du « Thesium divaricatum var. humifusum » (*Bull. de la Soc. lin. de Normandie*, 4^e sér., t. III).
52. CH. LINNÉ (1778). — Genera Plantarum, Francfort.
53. CH. LINNÉ (1779). — Systema Plantarum, Francfort.
54. P. MARSAIS (1909). — La Clandestine parasite des Vignes (*Rev. de viticulture*, 3 juin 1909).
55. P. MARSAIS (1910). — Les « Lathræa » et la Vigne (*Rev. de viticulture*, 17 fév. 1910).
56. DE MARTRIN-DONOS (1864). — Florule du Tarn, Paris.
57. MASSEE (1886). — On the structure and functions of the subterranean parts of Lat. squamaria (*Journal of Botany*, vol. XXIV).
58. MEYEN (1829). — Ueber das Herauswachsen parasitischer Gewächse aus den Wurzel anderer Pflanzen (*Flora*).
59. MEYEN (1830). — Phytotomie, Berlin.
60. MEYEN (1837). — Ueber die Secretionsorgane des Pflanzen, Berlin.
61. M. MIRANDE (1901). — Recherches anatomiques et physiologiques sur les Cuscutacées (*Bull. scient. du Nord de la France et de la Belgique*).
62. M. MONTEL (1895). — Plantes des cantons de Saint-Gervais d'Auvergne et de Pontaurmur (*Bull. de la Soc. bot. de France*).
63. PEIRCE (1893). — On the structure of the Haustoria of Phanerogam parasites (*Annals of Botany*, vol. VII).
64. A. PITRA (1861). — Ueber die Anheftungsweise einiger Phanerogamen Parasiten an ihre Nährpflanzen (*Bot. Zeitung*).
65. A. DE ROCHEBRUNE (1862). — Recherches sur la « Clandestina rectiflora » (*Bull. de la Soc. bot. de France*).
66. G. ROUY (1909). — Flore de France, t. XI, Paris.
67. W. RUSSEL (1904). — Sur la migration des glucosides chez les végétaux (*C. R. Acad. sc.*, 2^e sem.).
68. VON SCHACHT (1854). — Beiträge zur Anatomie und Physiologie, Berlin.
69. SCHERFFEL (1888). — Die Drüsen in den Höhlen der Rhizomschuppen von « Lathræa squamaria » (*Mittheil. des botanischen Institutes zu Grätz*, Heft II).
70. SCHNETZLER (1881). — Sur la végétation du « Lathræa squamaria » (*Archives des sc. physiques et naturelles*, Genève).
71. SERNANDER, RUTGER (1901). — Den Scandinaviska vegetationens spridningsbiologi (*Bot. Centralbl.*, Bd. LXXXVIII).
72. H. DE SOLMS-LAUBACH (1865). — De Lathræarum positione systematica (*Inaug. Dissert.*, Berlin).
73. H. DE SOLMS-LAUBACH (1867). — Ueber den Bau und Entwicklung der Ernährungsorgane parasitischer Phanerogamen, Pringsheim, t. VI.
74. G. STENZEL (1871). — Ueber die Blätter des Schuppenwurz « Lat. squamaria » (*Bot. Zeitung*).
75. TOURNEFORT (1700). — Institutiones Rei Herbariæ, Paris.
76. UNGER (1840). — Beiträge zur Kenntniss der parasitischen Pflanzen (*Annal du Muséum des sc. nat. de Vienne*).
77. VIALA (1893). — Les maladies de la Vigne.
78. ZIMMERMANN (1896). — Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes: E. Proteinkrystalloide, Iéna.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION.....	125
CHAPITRE PREMIER. — CARACTÈRES GÉNÉRIQUES ET SPÉCIFIQUES ;	
PLACE DANS LA CLASSIFICATION.....	129
CHAPITRE II. — LA RACINE.	
I. <i>Lathræa clandestina</i>	136
II. <i>Lathræa squamaria</i>	142
III. Conclusions	146
CHAPITRE III. — LES SUÇOIRS.	
A. <i>Lathræa clandestina</i>	148
I. Aspect extérieur	149
II. Structure anatomique	151
III. Origine et développement	160
IV. Implantation dans l'hôte.....	170
V. Nutrition du suçoir.....	194
VI. Réaction de l'hôte.....	204
B. <i>Lathræa squamaria</i>	216
C. Conclusions	228
CHAPITRE IV. — LES ÉCAILLES ET LEURS FONCTIONS.	
I. Historique	231
II. Aspect extérieur	233
III. Structure	235
IV. Glandes.....	238
V. Rôle des écailles.....	242
VI. Conclusions	256
CHAPITRE V. — GRAINE ET GERMINATION.	
I. Déhiscence du fruit.....	257
II. Graine.....	258
III. Essais de germination.....	258
IV. Un stade du développement germinatif	261
V. Conclusions.....	265
Conclusion générale	266
Index bibliographique	269
Table des matières.....	272
